

# **PROTOPLASMA MONOGRAPHIEN**

**VIERZEHNTER BAND**

## **CHROMOSOMENBAU**

**VON**

**LOTHAR GEITLER**

**Gebrüder Borntraeger Berlin**

*ex libris*



UNIVERSITY OF HAWAII  
LIBRARY

QH591

P946

v.1A







# PROTOPLASMA-MONOGRAPHIEN

BAND 14

**GEITLER, CHROMOSOMENBAU**

---

# Protoplasma-Monographien

Unter besonderer Mitwirkung von R. CHAMBERS (New York), E. FAURÉ-FREMIET (Paris), E. KÜSTER (Gießen), F. E. LLOYD (Montreal), W. SEIFRIZ (Philadelphia), J. SPEK (Heidelberg), W. STILES (Birmingham)  
Herausgegeben von F. WEBER (Graz) und J. PEKAREK (Graz)

---

BAND 14

## Chromosomenbau

von

Lothar Geitler

Professor an der Universität Wien

---

Mit 69 Textabbildungen

---

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Koester Ufer 17

1938

# Chromosomenbau

von

Lothar Geitler

Professor an der Universität Wien

---

Mit 69 Textabbildungen

---

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Koester Ufer 17

1938



---

Alle Rechte,  
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten  
Copyright 1938 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

---

39-3458

Q4591  
P946  
v.14

## Vorwort

Das Thema des Chromosomenbaus kann in engerem oder weiterem Sinn gefaßt werden. Die vorliegende Darstellung ist eine enge Fassung. Eine Schilderung der gesamten Kerne cytologie oder auch nur der Mitose und Meiose ist also unterblieben. Daraus folgt, daß das Buch nicht für Anfänger bestimmt ist. Auch die vielfach naheliegenden Exkurse auf genetisches Gebiet wurden vermieden oder durch kurze Hinweise ersetzt; dies um so mehr, als H. BAUER eine zusammenfassende Darstellung des Chromosomenbaus mit besonderer Berücksichtigung der Genetik in Aussicht gestellt hat.

Das in dieser Weise beschränkte Thema ist noch immer so groß, daß es sich in eine übersichtliche und lesbare Form nur durch Vermeidung breiter Polemik und eingehender Literaturbesprechung bringen ließ. Doch ist die Literatur, wenn auch nicht eingehend besprochen, so doch eingehend berücksichtigt. Alle Schriften zu erwähnen, in denen Chromosomen überhaupt behandelt werden, wäre sinnlos; nicht unmittelbar den Bau der Chromosomen betreffende Untersuchungen wurden nur gestreift, wenn sie zum Verständnis des Gegenstandes unmittelbar nötig waren. Ältere und älteste Beobachtungen, die längst in das Gesamtwissen eingegangen sind, wurden nur kurz behandelt, wie auch alte Abbildungen durch neue ersetzt wurden, wenn die neueren sachlich geeigneter waren. Es liegt im Wesen der Wissenschaft, daß das Beste organisch aufgenommen wird und dann selbständig nicht mehr erscheint. — Überholte Angaben zu besprechen, ohne daß es der lebendige Zusammenhang erforderte, lag außer dem Ziel der Darstellung.

Die Berücksichtigung der neuesten Schriften konnte infolge des langen Zeitraumes, den die Abfassung des Manuskriptes be-

Swela #64852  
6/22/39 Bot 4.62

nötigte, nur ungleichmäßig erfolgen. Zum Teil wurde die Literatur bis November 1937 verwertet, in welchem Monat das Manuskript abgeschlossen wurde. Vereinzelt konnten auch später erschienene Schriften verwendet werden.

Persönliche Unterstützung und Förderung mannigfacher Art habe ich meinem Chef, Herrn Prof. FRITZ KNOLL, und Herrn Prof. FRANZ RUTTNER zu verdanken. Herrn Dr. HANS BAUER (Berlin) danke ich auch an dieser Stelle für manche Auskünfte und für die Überlassung von Bildern.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Österr.-Deutsche Wissenschaftshilfe) bin ich für die Ermöglichung eines Studienaufenthaltes in Berlin zu Dank verpflichtet.

Dem Herrn Verleger danke ich in aufrichtiger Wertschätzung für sein großzügiges und verständnisvolles Entgegenkommen.

Wien, im März 1938.



# Inhaltsübersicht

|   | Seite |
|---|-------|
| Vorwort . . . . .   | V     |
| Kapitel I   |       |
| Einleitung . . . . .  | 1     |
| Kapitel II  |       |
| Äußere Morphologie der Chromosomen . . . . .  | 3     |
| 1. Allgemeines; Größe und Variation . . . . .   | 3     |
| 2. Primäre Gliederung (Spindelansatz) . . . . .   | 12    |
| 3. Sekundäre Gliederung; SAT-Chromosomen . . . . .  | 22    |
| 4. Euchromatin und Heterochromatin . . . . .  | 34    |
| 5. Veränderungen des äußeren Baus; Pathologie . . . . .   | 45    |
| Kapitel III   |       |
| Mikroskopischer Feinbau . . . . .   | 58    |
| 1. Einleitung . . . . .   | 58    |
| 2. Spiralbau . . . . .  | 58    |
| 3. Chromomerenbau . . . . .   | 83    |
| 4. Scheidenbau; Zusammenfassung über den Feinbau . . . . .  | 90    |
| Kapitel IV  |       |
| Die Schleifenkerne der Dipteren . . . . .   | 99    |
| 1. Einleitung . . . . .   | 99    |
| 2. Allgemeines . . . . .  | 101   |
| 3. Entwicklung und Aufbau der Riesenchromosomen . . . . .   | 109   |
| 4. Physik und Chemie . . . . .  | 114   |
| 5. Heterochromatin . . . . .  | 115   |
| 6. Chromosomale Veränderungen . . . . .   | 121   |
| 7. Chromosomen in Ruhekernen im allgemeinen; rhythmisches Kernwachstum und innere Teilung . . . . . | 123   |
| Kapitel V   |       |
| Chemie und Physik; submikroskopischer Feinbau . . . . .   | 134   |
| Kapitel VI  |       |
| Zusammenfassung und Ausblick . . . . .  | 141   |
| Schriftenverzeichnis . . . . .  | 146   |
| Autorenregister . . . . .   | 180   |
| Sachregister . . . . .  | 186   |



## 1. Kapitel

### Einleitung

---

Die richtige Einsicht in die Vorgänge bei der Kernteilung ist kaum älter als ein halbes Jahrhundert. Im Jahre 1873 schilderte ANTON SCHNEIDER zum erstenmal Mitosen bei Plathelminthen, 1875 beschrieb STRASBURGER eingehend die Chromosomen höherer Pflanzen; FLEMMING entdeckte 1882 an Tieren die Längsspaltung der Chromosomen; die Verteilung der Spalt-hälften auf die Tochterkerne beobachteten an Tieren VAN BENEDEN (1883), an Pflanzen HEUSER (1884). Die weiteren Fortschritte, welche die Grundlagen zu der modernen Auffassung der Chromosomenindividualität legten, sind an die Namen FLEMMING, RABL, BOVERI, STRASBURGER, NĚMEC, GUIGNARD, E. OVERTON, WILSON geknüpft. Auf die Fülle der Untersuchungen, die seither entstanden sind, braucht an dieser Stelle nicht eigens hingewiesen zu werden.

Überblickt man das gesamte Schrifttum im Hinblick auf das hier zu behandelnde Thema, so lassen sich mehrere Richtungen feststellen. Wie überall stand am Anfang die beschreibende Betrachtungsweise. Sie lieferte das größte Material und ist am sorgfältigsten extensiv und intensiv unterbaut. Die Probleme haben sich dabei immer mehr von der Beschreibung der äußeren Morphologie auf die des Feinbaus verschoben. Diese Forschungsrichtung ist z. Zt. noch nicht abgeschlossen; besonders die erst in den letzten Jahren entdeckte, bzw. richtig verstandene Struktur der Schleifenkerne der Dipteren gibt ein neues und besonders wegen der nahen Beziehung zur Genetik aussichtsreiches Untersuchungsgebiet ab. Es trat dann die experimentelle Behandlungsweise hinzu, welcher wichtige, durch bloße Beobachtung nicht erreichbare Ergebnisse zu verdanken sind. Schließlich ergaben sich mit dem Fortschritt der Physik und Chemie und insbesondere mit dem Aufschwung der Eiweißchemie neue Frage-



stellungen; allerdings ist man in dieser Hinsicht, abgesehen von einigen sehr allgemeinen Feststellungen, bisher über Analogieschlüsse und Spekulationen kaum hinausgekommen.

Daß die Chromosomen bei sämtlichen in Kern- und Cytoplasma differenzierten Organismen, also mit Ausnahme der Blaualgen und Bakterien auch bei den Protisten, wesensgleich sind, kann als gesicherte Tatsache gelten. Diese Erkenntnis ist allerdings nicht sehr alt; erst durch die ausgedehnten Untersuchungen BELARS (1926) gelang die Eingliederung mancher abweichend erscheinender Protistenmitosen in das allgemeine Geschehen in befriedigender Weise; dennoch sind die Chromosomen der Protisten im einzelnen im Vergleich mit denen der höheren Tiere und Pflanzen noch wenig erforscht.

Die grundlegenden Erscheinungen, die unter den Schlagworten Chromosomenindividualität und -kontinuität zusammengefaßt werden, gelten jedenfalls allgemein. Ihre Kenntnis wird in der folgenden Darstellung als bekannt vorausgesetzt; doch wird sich aus der Besprechung der neuesten Forschungen über den Chromosomenbau in mancher Hinsicht eine vertiefte Auffassung auch dieser grundsätzlichen Tatsachen gewinnen lassen.

## 2. Kapitel

# Äußere Morphologie der Chromosomen

### 1. Allgemeines; Größe und Variation

Die Chromosomen besitzen bei allen Organismen grundsätzlich gleiche Ausbildung und ähnliche Größenordnung. Nur bei den Dipteren kommen in bestimmten Geweben Chromosomen besonderer Ausbildung und von außergewöhnlicher Größe vor; diese Riesenchromosomen sind eigentlich Chromosomenbündel. Ihrer Besonderheit und Eignung für vertiefte Untersuchung halber werden sie in einem eigenen Abschnitt besprochen. Dies soll aber nicht bedeuten, daß es gewissermaßen zweierlei Sorten verschieden organisierter Chromosomen gäbe; die Riesenchromosomen leiten sich vielmehr von „gewöhnlichen“ mitotischen Chromosomen ab und stellen nur eine extreme, physiologisch bedingte Abwandlung dieser dar.

Die verschiedenen Größen und Gestalten „gewöhnlicher“ Chromosomen in voller Ausbildung, d. h. in den mittleren Teilungsstadien (Meta- und Anaphase) zeigt Abb. 1. Die Teilfiguren sind allerdings insofern nicht ganz genau vergleichbar, als die Objekte verschieden fixiert wurden und auch bei gleicher Fixierung die Fixierungswirkung in verschiedenen Geweben verschieden ist. So erscheinen die Chromosomen mancher Mitosen infolge von Aufquellung in Essigsäure etwas größer, andere infolge von Entquellung etwas kleiner als im Leben. Im Vergleich zu den tatsächlichen Größenschwankungen können diese Veränderungen aber vernachlässigt werden.

Aus der Abbildung ist ersichtlich, daß es langfadenförmige und kurze, fast kugelig erscheinende Chromosomen sowie alle Mittelformen gibt. Der Kugelform ist immer eine sehr geringe Gesamtgröße zugeordnet, d. h. die Breite schwankt im ganzen weniger als die Länge. Lange Chromosomen sind im allgemeinen zylindrisch gebaut; doch kommen auch spindelige, an den Enden

leicht zugespitzte vor (z. B. MOFFETT — 1936 — an der Angiosperme *Lachenalia*). Habituell eigenartige Chromosomen treten in der Spermatogenese mancher Cocciden auf (HUGHES-SCHRADER). Oft sind innerhalb eines Satzes starke Längenunterschiede vorhanden; die Breite ist dagegen im allgemeinen arteigentümlich; nur besonders kleine, scheinbar kugelförmige Chromosomen sind deutlich schmaler als die großen des gleichen Satzes (Abb. 2c),

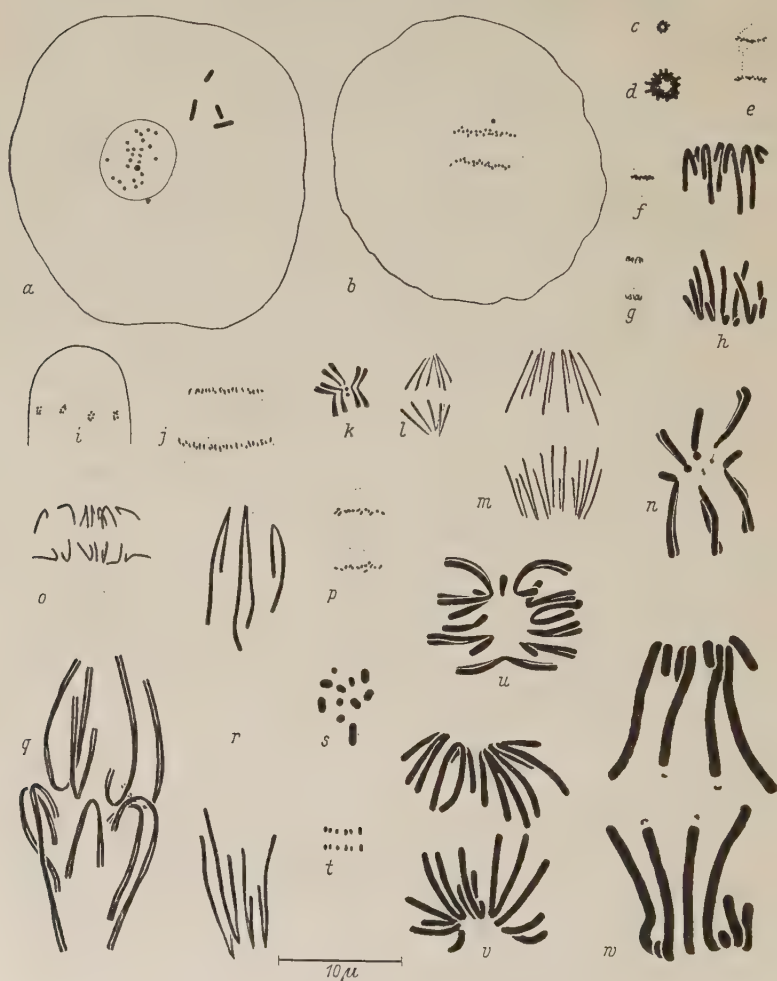


Abb. 1

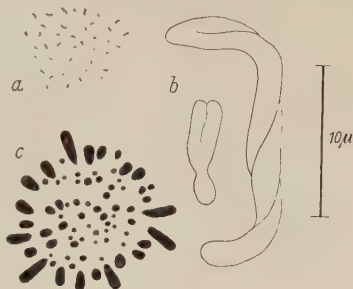


was vermutlich auf verschiedener Spiralisierung beruht (vgl. das Ende des Kap. und Kap. III 2).

Die kleinsten Chromosomen kommen nach BLACKBURN bei der Angiosperme *Spirodela polyrrhiza* vor (Größe  $0,1 \mu \times 0,18 \mu$ , Abb. 2a). Den sehr beträchtlichen Größenunterschied gegenüber großen Chromosomen veranschaulicht Abb. 2b; das größere der beiden abgebildeten Chromosomen mißt  $2 \mu \times 23 \mu$ . Nach

Abb 2. a, b maximale Größenunterschiede der Chromosomen:

a Äquatorialplatte von *Spirodela polyrrhiza*, b kleines und großes Chromosom des Satzes von *Haemanthus Kalbreyeri* (Angiospermen); Vergrößerung etwas stärker als in Abb. 1 (Maßstab!). c extreme Größenunterschiede innerhalb eines Chromosomenbestandes: Äquatorialplatte von *Oceanodroma leucorhoa* (Vogel) mit 74 verschieden langen und breiten Chromosomen. — a, b nach BLACKBURN; c nach OGUMA, 250fach (der Maßstab gilt nur für a und b).



Erklärungen zu Abb. 1.

Übersicht über die verschiedenen Größen und Formen der Chromosomen bei Protisten, Metazoen und Metaphyten. a, b *Hartmannella Klitzkei* (Amöbe): a Metakinese, b Anaphase; der größere Körper im Kern ist ein Nukleolusrest (zum Größenvergleich wurden einige Futterbakterien dazu gezeichnet) (Subl.-Alk.). c Metaphase-Polansicht aus einer kleinen Zelle von *Cocconeis placentula* var. *pseudolineata*, d aus einer großen Zelle von var. *lineata* (Diatomeen) (Subl.-Alk.). e vegetative Anaphase von *Vaucheria* sp. (Grünalge) (Flemming-Benda). f Metaphase einer Chrysomonade (Subl.-Alk.). g spermatogene Anaphase von *Sphaeroplea annulina* (Grünalge) (Flemming-Benda). h Vegetative Anaphase von *Pithophora Kewensis* (Grünalge) (Essigkarm.). i Oberer Teil der Basidie von *Amanita muscaria*, II. Anaphase (Spindeln schräg zur Bildebene) (Essigkarm.). j Erste Anaphase im Pollenkern von *Sparmannia africana* (Flemming-Benda). k Metaphase-Polansicht und l Anaphase-Seitenansicht aus den Oogonien von *Drosophila melanogaster* (San Felice). m Anaphase einer Blastomerenmitose von *Salmo salvelinus* (Saibling) (Alk.-Eisessig). n Metaphase aus der Wurzelspitze von *Crepis capillaris* (Flemming-Benda). o Anaphase aus der Wurzelspitze der Aroidee *Saurumatum guttatum* (Flemming-Benda). p spermatogoniale Anaphase von *Pygaera pigra* (Schmetterling) (Alk.-Eisessig). q Metaphase und r späte Anaphase von *Oedogonium* sp. (Grünalge) (Subl.-Alk.). s Metaphase der II. Spermatocytenteilung von *Gerris lateralis* (Flemming-Benda), t II. Anaphase von *Macrotylus quadripunctatus* (Essigkarm.) (Wanzen). u spermatogoniale Metaphase von *Gomphocerus rufus* (Orthoptere) (Flemming-Benda). v Anaphase aus der Larve von *Ambystoma tigrinum* (Axolotl) (Helly). w Anaphase aus der Wurzelspitze von *Aloë strigata* (Angiosperme) (Flemming). — Nur in Abb. i, k, n und s ist der gesamte Chromosomenbestand dargestellt. — Original.

DARLINGTONS Messungen auf Grund der Untersuchungen BEHRES kommen bei *Drosophyllum lusitanicum* sogar Chromosomen von der Größe  $2\mu \times 25\mu$  vor (vgl. auch LEWITSKY 1931 und die zahlreichen anschaulichen Abbildungen bei MATSUURA & SUTÔ 1935). BLACKBURNS Berechnungen ergeben, daß der Volumunterschied der kleinsten und größten Chromosomen 1 : 66000 beträgt.

Es scheint danach der Gedanke nahezuliegen, daß „Chromosom nicht gleich Chromosom“ ist, sondern daß die größeren, längeren Chromosomen Sammelbildungen aneinandergereihter kleiner sind; in dieser Weise stellt sich REUTER die Phylogenie der Chromosomen vor. Solche Überlegungen sind aber rein spekulativer Natur; alle Tatsachen, die sich aus der Untersuchung rezenter Chromosomen ergeben, sprechen eher dagegen.

In einem anderen Sinn sind die Chromosomen allerdings „Sammelbildungen“, da sie aus bestimmten Einheiten, den Chromomeren, aufgebaut sind (Kap. III 3). Es ist aber nicht anzunehmen, daß die phylogenetisch ursprünglichen Chromosomen nur aus einer Chromomere bestanden; denn zum Wesen eines Chromosoms gehört der Besitz einer Spindelansatzstelle und das Vorhandensein von zwei Armen; somit müßten zumindest zwei Chromomeren vorhanden gewesen sein. Aus dem Verhalten während des mitotischen Zyklus folgt aber außerdem mit Sicherheit, daß auch die kleinsten Chromosomen aus mehreren (zahlreichen) Chromomeren aufgebaut sind. Die Tatsache, daß etwa eine Pachytänchromomere von *Lilium* die gleiche Größe wie das kleinste Chromosom von *Spirodela* besitzt, ist nicht im gegenteiligen Sinn beweisend; sie zeigt nur, daß die *Lilium*-Chromomeren nicht Minimalgröße besitzen — wobei noch zu bedenken ist, daß nicht die genetisch wesentliche Struktur einer Chromomere sichtbar wird, sondern deren chromatische Umhüllung.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Bei den kernlosen Blaualgen und Bakterien wurden wiederholt „Chromosomen“ beschrieben. Diese besonders für die Bakterien noch neuerdings vertretene Auffassung (BADIAN) beruht auf der grundsätzlichen Verknennung dessen, was ein Chromosom ist: ein Chromosom ist ein bestimmter Bestandteil des Zellkerns mit einem bestimmten mitotischen Zyklus und von jenem bestimmten Aufbau, dessen Schilderung dieses Buch gewidmet ist. Keine der Angaben über das Vorkommen von Chromosomen bei Bakterien und Blaualgen genügt auch nur annähernd dieser Anforderung. Daß es Äquivalente für die Kerne bzw. Chromosomen anderer Organismen bei Bakterien und Blaualgen gibt, ist selbstverständlich.

Worauf das Vorkommen sehr verschiedener Chromosomengrößen im Organismenreich überhaupt beruht, läßt sich vorläufig nicht übersehen. Die Erscheinung, daß die absolute Größe von Zellorganellen in allgemein physikalisch-chemischer Hinsicht bedeutungsvoll ist (Annäherung an die Molekülgröße bei sinkender Größe, Veränderung der Kapillarwirkung, Adsorptionswirkung u. a. m.) ist für die Chromosomen noch nicht analysierbar. In genetischer Hinsicht ist die Sachlage insofern klar, als auch die kleinsten Chromosomen noch genug Raum für zahlreiche Gene enthalten; im übrigen ist festzustellen, daß keine gesetzmäßige Beziehung zwischen Chromosomengröße und Höhe der Organisation herrscht (wenn auch vorwiegend die Protisten kleine, die höheren Organismen große Chromosomen besitzen). Die Tatsache, daß verschiedene, manchmal sehr verschiedene Größen (Volumina) bei nahe verwandten Organismen vorkommen können, zeigt, daß es sich hier um Veränderungen von „Ballaststoffen“ unbekannter physiologischer Bedeutung, nicht um Veränderungen der genetisch wesentlichen Substanzen handelt (bei Angiospermen WARTH, HEITZ 1926, BEHRE, bei Grünalgen GEITLER 1936; Abb. 3a—g).

Den verhältnismäßig beträchtlichen Größenunterschieden der Chromosomen verschiedener Organismen stehen verhältnismäßig geringe ontogenetische Schwankungen gegenüber (Abb. 3h—s). Eine Ausnahme machen nur die erwähnten Riesen-„chromosomen“ der Dipteren, die im Vergleich zu den gewöhnlichen mitotischen Chromosomen rund 100 mal länger und entsprechend breiter sind (Abb. 4; vgl. Kap. IV).

Die ontogenetischen Größenschwankungen wurden erst in wenigen Fällen genauer untersucht. Nach RHODA ERDMANN zeigt die Größe der Chromosomen während der Furchung des Seeigeeies (*Strongylocentrotus lividus*) wie die der Kerne und Zellen eine deutliche Abhängigkeit von der Temperatur: die Chromosomen sind in der Kälte größer.<sup>1)</sup> RUNNSTRÖM fand am Seeigeelei

---

<sup>1)</sup> Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, daß nach HEITZ (1926) *Cyclamen*-Arten kälterer Gebiete größere Chromosomen als die wärmerer Gebiete besitzen (ebenso AVDULOV für Gramineen); *Oxalis*-Arten scheinen sich allerdings umgekehrt zu verhalten (HEITZ 1927). Für eine sichere Beurteilung dieser Tatsachen liegen noch zu wenige Beobachtungen vor. — BABCOCK & CAMERON und BABCOCK, STEBBINS & JENKINS nehmen für Crepidinen (Kompositen) an, daß — von Ausnahmen

eine deutliche Beziehung zur Ernährung (Kalimangel). Bei *Ascaris* sind nach HANCE (1927b) die homologen Chromosomen in den frühen Furchungsstadien verschieden lang: die kürzeren (und wohl schmäleren) stammen vom Männchen; später gleicht sich der Unterschied infolge Milieugleichheit aus. WITSCHI fand, daß bei der zwittrigen *Lepas anatifera* (Cirripedia) die Chromosomen der Oocyten viermal größer als die der Spermatocyten sind. Nach HANCE (1926, 1927a) sind die Chromosomen des Huhnes in Gewebekultur — wahrscheinlich infolge reichlicherer Ernährung — größer als in situ. Wohl einfach milieubedingt sind auch die zahlreichen nicht näher analysierten Größenunterschiede in pflanzlichen und tierischen Geweben (Abb. 3h—s; SCHRADER & HUGHES-SCHRADER, JENTSCH u. a.). Besonders starke Unterschiede bestehen bei den Angiospermen zwischen den Chromosomen des Tapetums und der anliegenden Gewebe (BONNET 1912), zwischen funktionierenden und abortierenden Makrosporen (TAHARA 1921) und in von Parasiten befallenen und freien Geweben (SAKAMURA 1920).

Oft besteht eine unmittelbare Beziehung zwischen der Größe der Chromosomen und der Teilungsfrequenz: in schnell aufeinanderfolgenden Teilungen werden die Chromosomen kleiner (näher untersucht von RHODA ERDMANN an der Furchung des Seeigeleies; ebenso werden die Chromosomen während der schnell aufeinanderfolgenden Teilungen in den spermatogenen Fäden der Characeen — Abb. 3j, k — und wohl in allen Fällen reichlicher Vielfachteilungen in Sporangien u. dgl. kleiner). Die Abhängigkeit von der Zellgröße, d. h. der Cytoplasmamenge ist vielfach deutlich erkennbar.

Größenunterschiede der Chromosomen lassen sich in manchen Fällen als genotypisch verursacht erkennen. So sind bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus Donellii* die Chromosomen im Weibchen etwas größer als im Männchen (LORBEER 1930). Ebenso ist das X-Chromosom (vielleicht auch die Autosomen) von *Melandrium* im Weibchen etwas größer als im Männchen (BELAR 1925). Nach EVANS & SWEZY sind bei Ratte und Mensch die Chromosomen im Männchen länger (und breiter?) als im Weibchen (bedarf

abgesehen — phylogenetisch abgeleitete Arten „kleinere“ Chromosomen als primitive Arten besitzen; für andere Blütenpflanzen versuchte dies DELAUNAY (1926) zu zeigen. Doch handelt es sich hierbei wohl vielfach um ein Kürzerwerden der Arme.



wohl der Nachprüfung). In haploiden *Triton*-Larven sind die Chromosomen größer als in normal diploiden (FANKHAUSER 1934). TISCHLER (1918) fand verschiedene Chromosomengrößen bei zwei

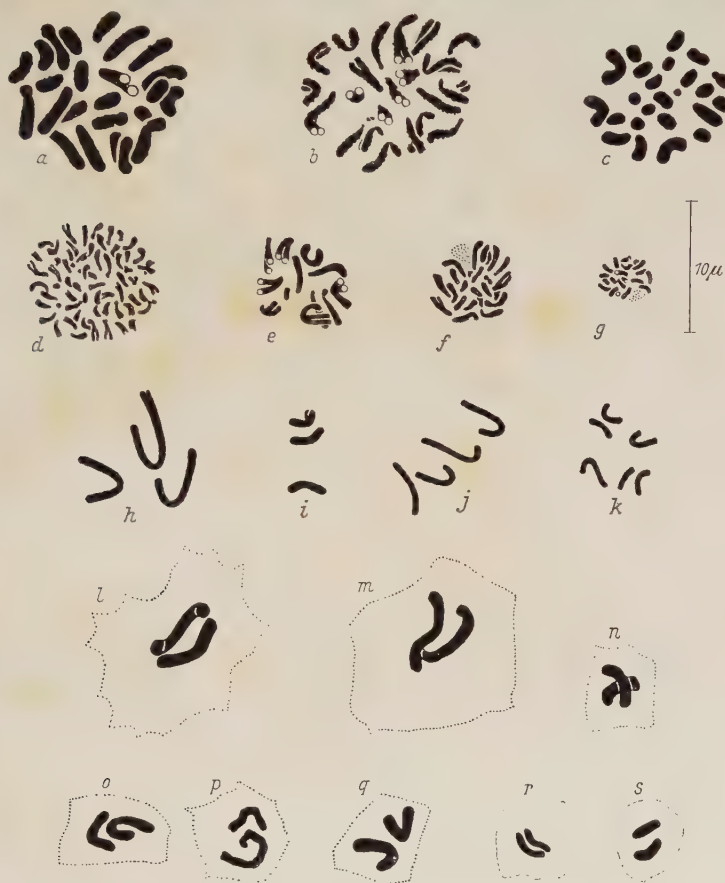


Abb. 3. Phylogenetische und ontogenetische Größenänderungen der Chromosomen. *a—g* Äquatorialplatten nahe verwandter Grünalgen (*Rhizoclonium*-Arten *a, b*, *Cladophora*-Arten *c—g*) (Essigkarm.). *h* Metaphasechromosomen der 2. Furchungsteilung, *i* aus dem Gehirn eines jungen Nauplius von *Cyclops* sp.; *j* Metaphasechromosomen aus der Scheitelzelle, *k* aus einer späten spermatogonialen Mitose von *Nitella mucronata* (Grünalge) (Essigkarm.). *l—s* Chromosomen von *Icerya purchasi* (Schildlaus), *l* Eifurchung, *m* junge Blastula, *n* alter Embryo, *o—s* junges Tier (*o* Epidermiszelle, *p* Muskelzelle, *q* Ausführungsgang des Hodens, *r* Spermatogonie, *s* Spermatocyte). *a—g* nach GEITLER, *h—k* Original, *l—s* nach F. & S.

SCHRADER. Der Maßstab gilt nur für Abb. *a—k*.



Rassen von *Phragmites communis*, DARLINGTON (1929) in triploiden *Tradescantien*, THOMAS in verschiedenen Individuen von *Lolium perenne*. Im Bastard *Vicia sativa*  $\times$  *angustifolia* (SWESCHNIKOWA) und in  $f_2$ -Bastarden von *Dianthus monspessulanus*  $\times$  *plumarius* (ROHWEDER) sind die Chromosomen kleiner als die der Eltern.

Die Ursache der Größenschwankungen kann in einer Veränderung der Menge der Chromosomensubstanz als solcher bestehen, die wieder in Beziehung zur Ernährung steht. Es kann aber auch als Ursache verschiedene „Aufquellung“ in Abhängigkeit vom  $p_H$ -Wert wirken, wie dies KUWADA & SAKAMURA (1926) gezeigt haben (in dieser Weise sind vielleicht die genotypisch kontrollierten Veränderungen nahe verwandter Formen zu verstehen).

Von den tatsächlichen Volumschwankungen sind jene Veränderungen zu unterscheiden, die in einer Verdickung bei Abnahme der Länge oder umgekehrt bestehen, wobei das Volumen im wesentlichen das gleiche bleibt. Die Ursache hierfür ist eine phänotypisch oder genotypisch bedingte verschieden starke Spiralisierung (Stauchung der Chromonemaschraube; vgl. Kap. III 2).

Viele ältere Angaben über künstliche Beeinflussung der Chromosomen durch Temperatur (SCHRAMMEN 1902, O. HARTMANN 1919), Benzindämpfe (NĚMEC 1910), Narkotisieren (LUNDEGARDH 1914, SAKAMURA 1916, 1920) lassen nicht sicher erkennen, ob es sich um veränderte Spiralisierung, Aufquellung oder um beides handelt. In dieser Hinsicht unklar sind auch die Beobachtungen HAMMETS, der in wachsenden regenerierenden Geweben von *Clymenella torquata* bei Anwesenheit von Sulfhydrylgruppen Dickerwerden, nach Sulfoxydbehandlung Dünner- und Kürzerwerden der Chromosomen feststellte.

Phänotypisch verursachte verschiedene Spiralisierung wurde mit Sicherheit bei *Trillium* (Liliacee) nachgewiesen (MATSUURA 1935). In der gleichen Weise deutbar sind die Ergebnisse DELAUNAYS (1931), der in stark abgekühlten Wurzeln bedeutende Verkürzungen (bis zu 50%) fand, und analoge Befunde an meiotischen Chromosomen von STOW (1926) an *Solanum tuberosum*, SHIMOTOMAI (1927) an *Scilla japonica*, BRYDEN (1935) an der Ratte, STRAUB (1936) und HASELWARTER (1937) an Blütenpflanzen. Auf phänotypischer Spiralisierungsänderung beruhen wohl auch die bekannten Veränderungen der Chromosomen in Karzinomen (POLITZER).

Genotypisch verursachte verschiedene Spiralisierung ist noch nicht, wie im phänotypischen Fall von *Trillium*, unmittelbar gesehen worden, läßt sich aber aus der eingetretenen Verkürzung unter Verdickung oder umgekehrt erschließen bei Schmetterlingen (SEILER 1925) und bei Blütenpflanzen (LESLEY & FROST



Abb. 4. Vergleich der Größen gewöhnlicher Chromosomen (rechts oben) und der Riesenchromosomen aus der Speicheldrüse von *Drosophila melanogaster*. — Nach PAINTER aus TIMOFÉEFF-RESSOVSKY.

wiesen für *Matthiola incana* ein Genpaar nach, welches das Längen-Breitenverhältnis der meiotischen Chromosomen reguliert, BRESLAWETZ beobachtete bei *Melandrium* Individuen mit abweichend gestalteten Chromosomen).

Wahrscheinlich auf verschiedener Spiralisierung beruht auch die Erscheinung, daß in Bastarden zwischen Eltern mit verschieden großen Chromosomen eine intermediäre Angleichung erfolgen kann (M. NAWASCHIN 1931c, SIMONET 1931, LEVAN 1936b, PIERCE 1936).

Schließlich haben wohl die gleiche Ursache die scheinbar qualitativen Formenunterschiede, die spontan oder nach Bastardierung intra- oder interindividuell auftreten können, so die verschiedene Länge oder das gänzliche Verschwinden des Trabantenfadens und die Größe des Trabanten (M. NAWASCHIN 1927, 1928, HAGA 1934, FERNANDES, GUSULEAC & TARNAWSCHI). In anderen Fällen ist die Größe (und Gestalt) der Chromosomen unter natürlichen Bedingungen weitgehend konstant: so fand M. NAWASCHIN (1926a) unter 2000 Pflanzen von *Crepis capillaris* keinerlei Veränderungen.

## 2. Primäre Gliederung (Spindelansatz)

Daß die Chromosomen einer Teilungsfigur verschiedene Länge und Gestalt besitzen, ist seit langem bekannt (STRASBURGER 1882, GUIGNARD 1899 u. a.). Besonders SUTTON (1902), S. NAWASCHIN (1910—1916), AGAR (1912), CL. MÜLLER (1912), ROSENBERG (1899, 1904), TSCHERNOJAROW (1914) und SAKAMURA (1915, 1920) zeigten, daß sich jedes Chromosom an bestimmten Eigentümlichkeiten erkennen läßt. Zahlreiche neuere Untersuchungen (TAYLOR, LEWITSKY, DELAUNAY, HEITZ) haben diese Auffassung vertieft und die allgemeine Tatsache ergeben, daß jedes Chromosom bestimmte morphologische Kennzeichen besitzt, die sich in einer bestimmten Differenzierung in der Längsrichtung ausdrücken. (Dies steht in Einklang mit der schon früher auf andere Weise erschlossenen Auffassung von der linearen Anordnung der Gene.)

Auch für die Chromosomen der Protisten, die lange Zeit ungenügend untersucht waren und bei welchen die Identifizierung bestimmter Chromosomen Schwierigkeiten bereitete, stehen die gleichen Tatsachen nunmehr fest. Neben den Coccidien und *Actinophrys* (vgl. DOBELL, DOBELL & JAMESON, BELAR 1922, 1926)

sind am besten bekannt die Opalinide *Zelleriella* (CHEN 1936, Abb. 5) und einige Cladophoraceen (GEITLER 1936).

Das auffallendste, bei allen eingehend untersuchten Chromosomen festgestellte und sicher ausnahmslos vorhandene Merkmal der Längsdifferenzierung ist die bestimmte Lage der Spindelansatzstelle (AGAR 1911, 1912, McCLUNG 1914, CAROTHERS

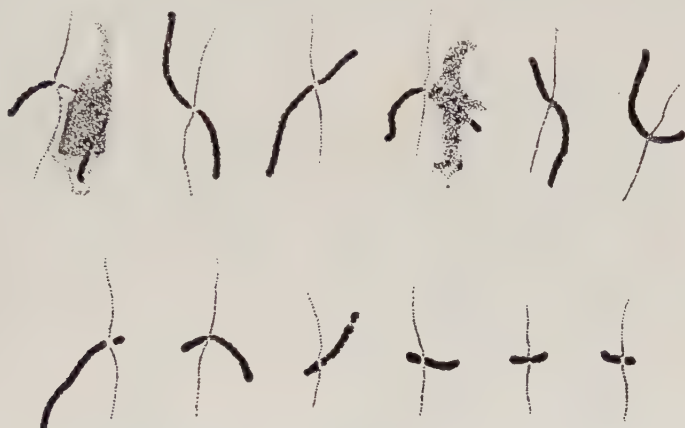


Abb. 5. Die 12 Chromosomen des haploiden Satzes von *Zelleriella intermedia* (Opalinide), aus der Metaphase herausgezeichnet: jedes Chromosom ist an seiner Länge und der Lage der Spindelansatzstelle kenntlich; in zwei Chromosomen ist ein Nukleolus eingeschaltet. (Subl.-Alk.) — 2710fach, nach CHEN.

1917; für kleine Chromosomen besonders TAYLOR und TARNAWSCHI). Mittels dieser Stelle (primary constriction, Kinetochor, Centromer, Kommissur) ist das Chromosom an der Spindel befestigt, in der Metaphase liegt sie ausnahmslos im Äquator (auch wenn im Fall langer Chromosomen die Arme aus der Platte „heraushängen“), während der Anaphasebewegung der Chromatiden wandert sie voraus<sup>1)</sup>, an dieser Stelle, die ein locus minoris resistentiae ist, werden die Chromosomen bei mechanischer Be-

<sup>1)</sup> In den Spermatocyten von *Sciara* (Diptere) wandern allerdings in der I. Anaphase vier Chromosomen „rückwärts“, d. h. unter Nachziehen der Spindelansatzstelle (METZ 1933). Dieses ganz vereinzelte Verhalten steht zweifellos in einem — nicht ganz verständlichen — Zusammenhang mit dem Außergewöhnlichen des ganzen Teilungsvorgangs, was sich unter anderem in der monozentrischen Spindel und dem Zugrundegehen der vier (von zehn) Chromosomen ausdrückt.

anspruchung abgebogen (Abb. 1, 6), in der meiotischen Prophase terminalisieren die Chiasmata von ihr weg (DARLINGTON). Die Spiralisierung der Chromonemata zu beiden Seiten des Spindelansatzes verläuft unabhängig, die Windungsrichtung wird am Ansatz oft umgekehrt, d. h. die Spiralisierung greift nicht über ihn hinweg (zuletzt MATSUURA 1937 b).

Der Spindelansatz kann ungefähr gleichweit von den Chromosomenenden entfernt oder einem Ende genähert liegen („median“ „submedian“ an „atelo-mitischen“ Chromosomen oder „terminal“, „subterminal“ an „telomitischen“ Chromosomen). Allerdings scheint echt terminale Lage niemals vorzukommen; vielmehr dürfte an allen

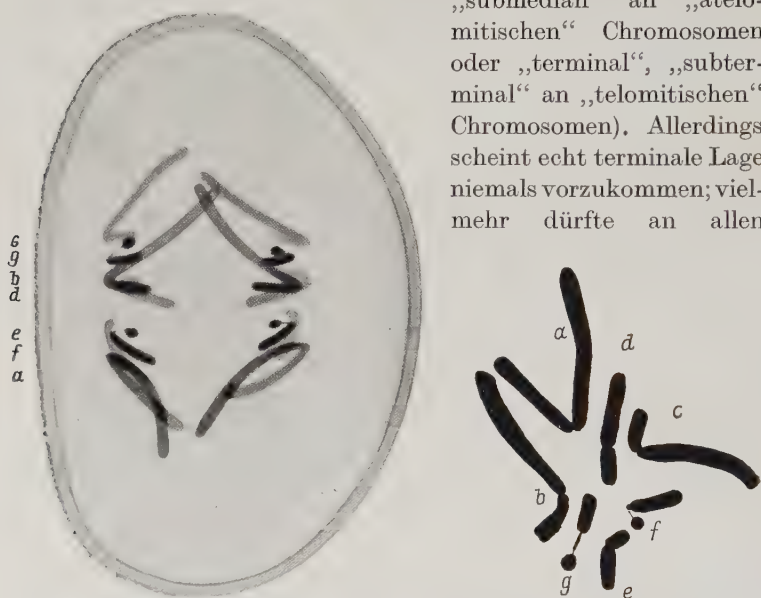


Abb. 6a. Haploider Chromosomensatz im Pollenkorn von *Uvularia grandiflora* (Liliacee): 7 Chromosomen, die sich in der Länge, der Lage des Spindelansatzes und dem Besitz sekundärer Einschnürungen unterscheiden; links Anaphase in Seitenansicht, rechts Metaphase in Polansicht (Flemming-Benda). — Etwa 1500fach, nach GEITLER.

Chromosomen, wo dies scheinbar der Fall ist, ein kleiner und daher leicht zu übersehender Chromosomenabschnitt „jenseits“ der Ansatzstelle vorhanden sein. Zufolge dieser von HEITZ (1928) begründeten, von LEWITSKY u. a. weiter ausgebauten Auffassung wird jedes Chromosom durch den Spindelansatz in zwei Abschnitte (Arme oder Schenkel) gegliedert, ist also grundsätzlich zweiarmig. Die Länge der Arme kann ungefähr gleich oder sehr ungleich sein, im extremen Fall ist der eine Arm



winzig klein. Für die Richtigkeit der Vorstellung spricht, daß es gelungen ist an vielen scheinbar telomitischen Chromosomen den zweiten kleinen, köpfchenförmigen Arm aufzufinden [KAUFMANN 1934, PROKOFEWA 1935a für *Drosophila* — auch für die winzigen „punktförmigen“ IV. Chromosomen — Abb. 1k —, an den Riesenchromosomen durch EMMENS 1936 bestätigt; PROKOFEWA (1934, 1935b) für Fische und Amphibien, WHITE für Orthopteren (Abb. 6b). KOLLER & DARLINGTON (1934) für Säugetiere, GEITLER (1936) für Cladophoraceen].

Das äußere Aussehen des Chromosoms wird somit bei bestimmter Gesamtlänge durch das Längenverhältnis seiner beiden Arme bestimmt.

Die Ansatzstelle ist bei verschiedenen Chromosomen verschieden deutlich sichtbar. An kleinen, nicht zu kurzen Chromosomen ist sie zumindest an der Abbiegung des Chromosomenkörpers in der Anaphase erkennbar (doch gibt es Ausnahmen, vgl. weiter unten). An größeren Chromosomen erscheint sie als Einschnürung oder als achromatische, d. h. mit den üblichen Kernfarbstoffen nicht färbbare Unterbrechung des Chromosomen-

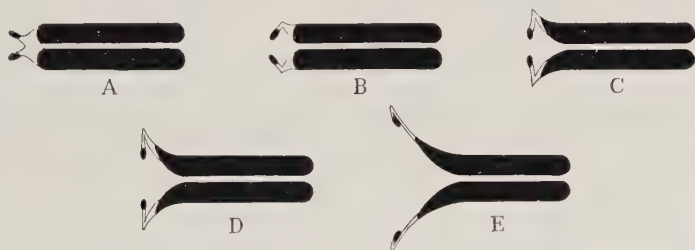


Abb. 6b. Die scheinbar einarmigen Chromosomen (mit scheinbar terminalem Spindelansatz) von Heuschrecken: in Wirklichkeit ist links vom Spindelansatz ein kleiner kopfförmiger Arm vorhanden. A späte Prophase, B Metaphase, C—E Anaphase. — Halbschematisch, nach WHITE.

körpers (Abb. 1—7). Die achromatische Unterbrechung erweist sich mit FEULGENS Nuklealreaktion als anukleal (SCHAEDE 1936, 1937). Das Aussehen hängt stark von der Fixierung ab (LEWITSKY 1929, 1931b, 1934 an Blütenpflanzen, NAKAMURA 1931 an Reptilien, PROKOFEWA 1935 an Amphibien). Allgemein machen entquellende Reagentien die Einschnürung deutlicher (Abb. 7, LORBEER 1934). Doch verändern auch verschiedene physiologische Zustände intravital die Ausprägung (LORBEER 1934

an Lebermoosen; nach ANDRES & NAWASCHIN ist die Gliederung der Chromosomen des Menschen in Gewebekultur deutlicher als in situ).

Die Ansatzstelle ist außer in der Metaphase und Anaphase auch in der Pro- und Telophase und unter besonderen Umständen (Heterochromasie der anschließenden Chromosomenabschnitte) auch im Ruhekern erkennbar (Abb. 18), d. h. läßt sich in allen Fällen, wo die Chromosomen distinkt wahrnehmbar sind, nach-



Abb. 7. Aussehen der Chromosomen und des Spindelansatzes nach verschiedener Fixierung. Metaphasen aus dem männlichen Gametophyten von *Pellia neesiana* (Lebermoos) *a* fixiert nach CARNOY, *b* nach LA COUR: im zweiten Fall ist die Spindelansatzstelle deutlicher sichtbar. —

Nach LORBEER.

weisen. Sie ist auch während der maximalen Streckung der Chromosomen in der meiotischen Prophase sichtbar (Abb. 45; BELLING 1928, DARLINGTON 1933a, GEITLER 1933, MCCLINTOCK 1933). Die Spindelansatzstelle ist also ein konstantes, autonomes Strukturelement, nicht aber, wie früher angenommen wurde (SAKAMURA 1916) eine durch die Mitosemechanik bzw. die Spindel sekundär hervorgerufene Bildung.

Funktionell ist die Spindelansatzstelle an der prä- und post-metaphasischen Bewegung der Chromosomen wesentlich aktiv beteiligt (BELAR 1929, LORBEER 1934, DARLINGTON 1937, SCHRADER 1935, 1936). BELAR nimmt an, daß hier ein zäher Flüssigkeitsfaden abgeschieden wird, der sich als Zugfaser auf der Spindel ausbreitet (Abb. 50). Jedenfalls sind Chromosomen, die ihre Spindelansatzstelle bzw. einen sie enthaltenden Abschnitt ver-

loren haben (z. B. nach Röntgenbestrahlung, durch bestimmte Arten von crossing over) nicht mehr aktiv wanderungsfähig; durch crossing over entstandene abnorme Chromosomen mit zwei Ansatzstellen werden in der Anaphase zwischen den beiden Polen gezerrt (McCLINTOCK, S. G. SMITH, DARLINGTON u. a.).

Die Verschiedenheit zwischen Ansatzstelle und Armen zeigt sich auch darin, daß in der Mitose die Spaltung der Arme (genauer der Chromonemata) der der Ansatzstelle vorausleitet; in der Meiose läßt sich der Zeitpunkt der Trennung der Tochteransatzstellen experimentell verschieben (MATSUURA 1937 c).

Im Zusammenhang mit ihrer Funktion erscheint die Spindelansatzstelle dorsiventral gebaut: die „Zugfasern“ setzen nur an der polwärts gerichteten, konvexen Seite an. LORBEER (1934) nimmt unter Ausbau der Gedankengänge BELARS an, daß hier besonders rege Stoffwechselvorgänge ablaufen.<sup>1)</sup>

In weiterem Zusammenhang mit der komplizierten Bewegungsfunktion des Spindelansatzes steht wohl eine bestimmte, bei vielen Tieren und Pflanzen beobachtete Differenzierung innerhalb der, bisher nur negativ als Unterbrechung des Chromosoms geschilderten, Ansatzstelle. Nach guter Fixierung und stark differenzierender Färbung tritt ein distinkter, kleiner, stark färbbarer Körper hervor, der an der konvexen, dem Spindelpol genäherten Seite liegt. Er erscheint bald deutlich als ein Teil der Ansatzstelle in einem „Hof“ (Abb. 8, SCHRADER 1936), bald als diese selbst (DARLINGTON u. a. identifizieren ihn überhaupt mit der Ansatzstelle).

METZNER beschrieb diese von ihm als „Leitkörperchen“ bezeichneten Bildungen zuerst bei *Salamandra* (1894), SCHRADER (1937) hat sie bei *Amphiuma* (Amphibium) eingehend untersucht. Ähnliche Gebilde beobachteten an Angiospermen, Insekten und Wirbeltieren WENRICH, PINNEY, S. NAWASCHIN (1927) MINOUCHI, MAEDA (1928), KUWADA 1929, SHARP 1929, BELAR (1929), TRANKOWSKY, KATO (1930), NAKAMURA (1931), WILSON (1931), NEBEL (1932 a, 1935 a), WHITE (1935 b), MATTHEY (1936). BELAR (1929 a) untersuchte sie in den Spermatocyten von Heuschrecken (Abb. 48) und hier auch im Leben: sie erscheinen dann als seitlicher

<sup>1)</sup> DARLINGTONS Ansicht (1937), derzufolge die Spindelansatzstelle an der Zellwandbildung mitbeteiligt ist, wurde bereits widerlegt (GEITLER 1937 b, FRANKEL 1937).

„Ausbiß“ des Chromosomenkörpers, der aber wohl die gesamte Ansatzstelle, nicht nur das Leitkörperchen repräsentiert. In anderen Fällen erscheinen die Leitkörperchen in der Anaphase, wohl infolge des Zuges der Spindelfaser, an langen Fäden (NEBEL 1935 a u. a.).

Die von S. NAWASCHIN (1927) in den somatischen Chromosomen der Liliacee *Galtonia candicans* als Leitkörperchen angesehenen Bildungen sind offenbar nicht endständige Leit-

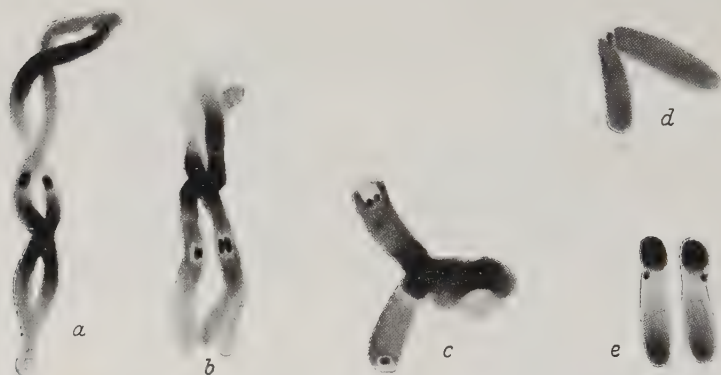


Abb. 8. Leitkörperchen an der Spindelansatzstelle. *Amphiuma tridactylum* (Amphibium); a, b, c Chromosomentetrade in früher, mittlerer und später Metaphase der I. Spermatocyteneteilung; dem Doppelbau der Partner entsprechend sind je zwei Leitkörperchen vorhanden; d, e Pol- und Seitenansicht einer Dyade der II. Spermatocyteneteilung. (Flemming-Benda). — Nach SCHRADER.

körperchen an „telomitischen“ Chromosomen, sondern stellen die kurzen, kopfförmigen „zweiten“ Arme dar (Abb. 9); dies ergibt sich daraus, daß der Spindelansatz nicht an ihnen, sondern zwischen ihnen und dem übrigen Chromosomenkörper liegt (die kurzen Arme sind anders färbbar — heterochromatisch — als die langen Arme). Als eigentliche Leitkörperchen wären die auf Abb. 9 b dargestellten, in der frühen Anaphase sichtbar werdenden Körnchen, die auf der Zugfaser liegen, zu bezeichnen (vgl. hierzu SCHAEDE 1936, 1937).

Ob die Differenzierung der Ansatzstelle in der eben geschilderten Weise allgemein durchgeführt ist, bleibt noch ungewiß; wahrscheinlich ist dies der Fall. Der Besitz einer Ansatzstelle überhaupt und deren bestimmte Lage,

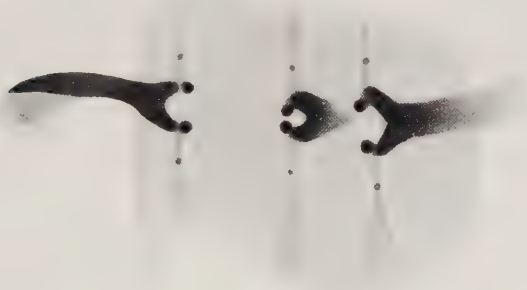
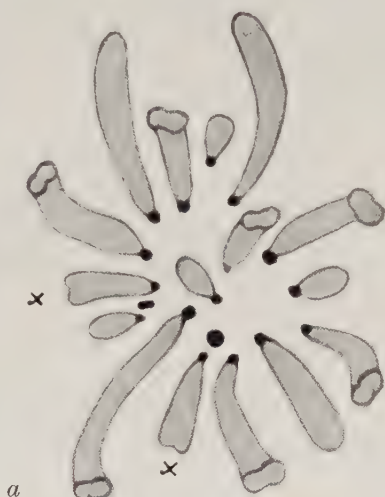
also die dadurch gegebene primäre Gliederung der Chromosomen, ist jedenfalls ein grundlegendes organisatorisches Merkmal aller Chromosomen.<sup>1)</sup>

Dennoch gibt es einige Tiere und Pflanzen, deren Chromosomen keine Ansatzstelle zu besitzen scheinen. Nach allen sonstigen Kenntnissen kann es sich dabei nur um Fälle

Abb. 9. Leitkörperchen von *Galtonia candicans* (Liliacee).

*a* Äquatorialplatte mit Platinchlorid-Formol-Eisessig fixiert; distinkte Färbung der von S. NAWASCHIN als Leitkörperchen angesehenen kurzen Chromosomenarme. Ein Chromosomenpaar besitzt einen Trabanten.

*b* sehr frühe Anaphase; die Zugfasern setzen zwischen kurzem und langem Arm an, auf den Zugfasern die „echten“ Leitkörperchen.  
Nach S. NAWASCHIN.



*b*

<sup>1)</sup> Daher ist die neue von KÖHLER-WIEDER und von KRIECHENBAUER entwickelte Vorstellung der Chromosomenteilung bei Dinoflagellaten und bei *Euglena* unhaltbar; denn sie hat zur Voraussetzung, daß der — in diesen Fällen unsichtbare — Spindelansatz in den Chromatiden eines Chromosoms an verschiedenen Stellen liegt oder daß die Tochteransätze nicht senkrecht zur Äquatorebene, sondern in ihr eingeordnet sind.



handeln, wo die typische Gliederung zwar vorhanden ist, aber durch gewisse Nebenumstände verschleiert wird.

Ein solches Beispiel bieten die großen Chromosomen der undiminuierten Zellen von *Ascaris*, an denen sich keine Einschnürung oder dgl. nachweisen läßt und die in der Anaphase nicht die Gestalt annehmen, die zu erwarten ist, wenn eine Stelle des Chromosoms vorauswandert. Vielmehr erscheinen die Chromosomen entlang einer ausgedehnten mittleren Zone an der Spindel befestigt und weichen hier unter „Parallelverschiebung“ (parallel zur Äquatorebene) auseinander; nur die äußersten Enden, die bei der Diminution abgestoßen werden, hängen aus der Spindel heraus und werden nachgezogen (Abb. 10 a, b). Das Verhalten erklärt sich daraus, daß diese Chromosomen Sammel-Chromosomen sind: der mittlere Abschnitt entspricht zahlreichen endweise aneinanderhängenden kurzen Einzelchromosomen, deren jedes eine, allerdings nur an der Zugfaser kenntliche Ansatzstelle besitzt. Diese Ansatzstellen treten in den diminuierten Blastomeren tatsächlich in Funktion (vgl. die bekannten Bilder BOVERIS, im besonderen auch BONNEVIE 1910, 1913, SCHRADER 1935, WHITE 1936). Der Vergleich mit den meiotischen (undiminuierten) Chromosomen, die zweifellos den gleichen Sammelbau und daher zahlreiche Ansatzstellen besitzen, aber nur eine einzige „Ansatzstelle“ je Chromatide erkennen lassen (Abb. 10 c—f), zeigt, wie leicht Täuschungen bei oberflächlicher, nicht alle Beobachtungsmöglichkeiten ausnützender Interpretation unterlaufen können.

Nicht ganz verständlich sind vorläufig jene Fälle von Chromosomen, die keine Sammelchromosomen sind und weder eine Ansatzstelle unmittelbar noch durch die Abbiegung in der Anaphase erkennen lassen, d. h. während der Polwanderung gestreckt und parallel zur Äquatorebene sich auseinander bewegen. In dieser Weise verhalten sich die somatischen Chromosomen von *Spirogyra crassa* (GEITLER 1930 b), der Milbe *Pediculoides ventricosus* (PÄTAU 1936), die somatischen und meiotischen Chromosomen der Plasmodiophorale *Spongospora* (Horne), das X-Chromosom in der I. meiotischen Teilung von Wanzen (SCHRADER 1935 an *Protenor*, GEITLER 1937 a an *Gerris*) und wahrscheinlich die somatischen Chromosomen der Wanzen überhaupt (GEITLER 1937 a). Da bei *Gerris* wenigstens während der Meiose durch die Einstellung der Chromosomentetraden in die Spindel das Vorhandensein

von Ansatzstellen zu erschließen ist, kommt den gegenteiligen Anzeichen kein Gewicht zu.

Für solche Fälle „anaphasischer Parallelverschiebung“ ist vielmehr anzunehmen, daß die Abbiegung der Chromosomen an der Ansatzstelle dadurch verhindert wird, daß die Starrheit der Chromosomen an der Ansatzstelle relativ zum umgebenden Medium

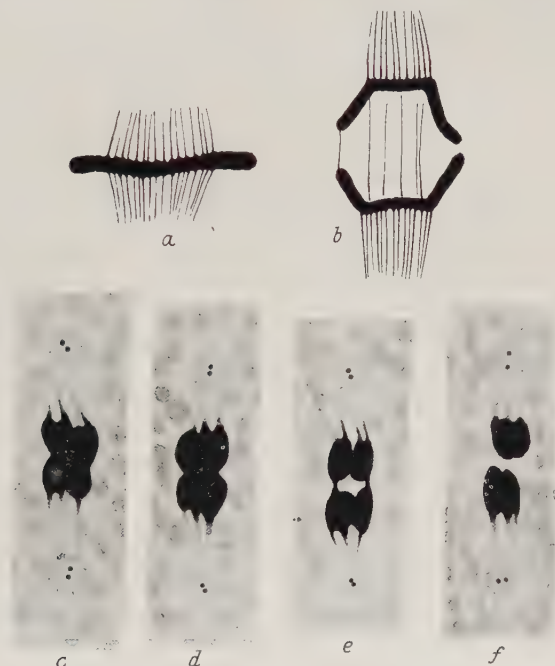


Abb. 10. Sammelchromosomen von *Ascaris megaloccephala*. a, b nicht diminierte Chromosomen in somatischer Meta- und Anaphase. c—f Chromosomentetraden in der I. meiotischen Teilung, stark gestaucht: jede Chromatide (in jeder Teilungsfigur 8 Chromatiden) läßt nur eine Zugfaser erkennen (in Wirklichkeit sind Faserbündel vorhanden). — a, b nach BONNEVIE aus SCHRADER umgezeichnet, c—f nach STURDIVANT.

größer als sonst, also der Bewegungswiderstand geringer ist und daher kein Abknicken eintritt. So sieht man bei *Spirogyra* tatsächlich, daß die Chromosomen in eine mit ihnen wandernde Nukleolarmasse eingebettet sind.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Nicht alle *Spirogyra*-Arten zeigen aber, trotz mitwandernder Nukleolarmasse, die Parallelverschiebung; so z. B. nicht die auf Abb. 16 dargestellten Arten.

SCHRADER (1936) will dagegen das parallele Auseinanderwandern der X-Chromatiden bei *Protenor* durch die Annahme erklären, daß eine sehr breite, eigentlich die ganze Länge des Chromosoms ausmachende Ansatzstelle — gewissermaßen eine „Sammelansatzstelle“ — vorhanden wäre, deren Wirkung die gleiche wäre wie die der zahlreichen Ansatzstellen der Sammelchromosomen von *Ascaris*. Als Stütze führt SCHRADER an, daß die Halbspindeln „Zugfaserbündel“ aufweisen, die so breit wie die Chromosomen lang sind. Dem kann jedoch entgegengehalten werden, daß diese Spindelstruktur eben durch die quere Lage der Chromosomen hervorgerufen wird und eine sekundäre Erscheinung ist. Es liegt wohl die Auffassung näher, daß die Chromosomen an ihrer wirklichen (kurzen) Ansatzstelle an der Spindel befestigt, außerdem aber in ihrer ganzen Länge mit der Spindel verklebt sind. Die von SCHRADER gemachte Annahme eines derart abweichenden und einzig dastehenden Baus der Chromosomen ist außerdem aus ganz allgemeinen Gründen nicht haltbar und steht in unvereinbarem Widerspruch mit den gesicherten Erkenntnissen über den Spiral- und Chromomerenbau der Chromosomen; das Chromonema mit seinen Chromomeren einerseits, der Spindelansatz andererseits schließen sich aus; der Spindelansatz stellt in gewissem Sinn eine Unterbrechung des Chromonemas dar.

### 3. Sekundäre Gliederung; SAT-Chromosomen

Die durch den Spindelansatz gegebenen beiden Arme des Chromosoms sind in manchen Fällen nicht weiter gegliedert. Ein solches Chromosom besitzt also nur zwei Merkmale: sein Längenbreiten-Verhältnis (oder das Verhältnis seiner Länge zu der anderer Chromosomen des Satzes) und das Längenverhältnis seiner Arme.

Sehr oft tritt aber eine weitere Gliederung in der Längsrichtung hinzu, indem in den Armen an bestimmten Stellen Einschnürungen oder achromatische Unterbrechungen vorkommen. Solche sekundäre Einschnürungen fand zuerst SAKAMURA (1915, 1920) bei *Vicia faba*, wo sie besonders auffallend sind (ältere Autoren unterscheiden nicht zwischen Spindelansatz und sekundärer Einschnürung; ausführliche Literaturangaben bei REUTER, S. 77). Sie treten meist in der Einzahl in einem Arm,

seltener in beiden Armen, noch seltener in einem Arm zu mehreren auf (Abb. 11).

Manchmal liegt die Einschnürung soweit dem distalen (vom Spindelansatz abgekehrten) Ende des Armes genähert, daß der äußerste Armabschnitt als kleines Köpfchen erscheint; wenn die sekundäre Einschnürung dann als langer Faden ausgebildet ist,



Abb. 11. Halbschematische Darstellung von Chromosomen mit verschiedener Ausbildung und Lage sekundärer Einschnürungen; an der Umbiegungsstelle liegt der Spindelansatz. — Nach DARLINGTON.

werden diese Bildungen besonders auffallend (Abb. 1 *n*, *w*, 9 *a*, 11 Mitte rechts). Solche kleine terminale Abschnitte bezeichnet man auf Grund ihres Habitus als Trabanten oder Satelliten. S. NAWASCHIN (1912, 1927) fand sie zuerst bei der Liliacee *Galtonia candicans*; seither wurden sie bei zahlreichen Angiospermen (vgl. GHIMPU 1930 b), bei den Gymnospermen *Ginkgo* (EICHORN 1931) und *Ephedra* (MEHRA 1934) und bei einigen Tieren (PROKOFJEWA 1934 an Fischen) aufgefunden. Sie sind nicht nur sehr kurz, sondern auch schmaler als der übrige Chromosomen-

körper; es wird also, wie dies auch bei besonders kleinen Chromosomen des Satzes der Fall ist, die arteigentümliche durchschnittliche Breite aufgegeben (vgl. S. 3 ff., Abb. 2 c). Eine häufige Besonderheit der Trabanten besteht ferner darin, daß sie heterochromatisch sind (vgl. das nächste Unterkapitel).<sup>1)</sup>

Die sekundären Einschnürungen geben nach HEITZ (1931a) keine erkennbare positive Nuklealreaktion, enthalten also praktisch keine Thymonukleinsäure (SCHAEDE 1936, 1937 fand dagegen an Trabantenfäden Nuklealreaktion). Von der Spindelansatzstelle unterscheiden sich alle sekundären Einschnürungen trotz vielfach gleichem Aussehen dadurch, daß sie in keiner Beziehung zur Chromosomenbewegung stehen (daher von DELAUNAY 1929 als „akinetische“ von der „kinetischen“ Einschnürung unterschieden).

Manche oder wohl die meisten, sicher aber nicht alle sekundären Einschnürungen zeigen dagegen ein anderes ganz bestimmtes funktionelles Verhalten: sie sind an der Sammlung der in der Telophase gebildeten Nukleolarsubstanz zu geformten Nukleolen ursächlich beteiligt. Diese Gesetzmäßigkeit wurde zuerst an Moosen und Blütenpflanzen erkannt (HEITZ 1931a, b); DE MOL war der richtigen Auffassung schon früher nahegekommen, indem er fand, daß diploide Hyacinthen zwei, triploide drei, tetraploide vier Nukleolen bilden (in diesem Fall ist je haploiden Satz ein Chromosom mit einer sekundären nukleolenbildenden Einschnürung vorhanden). Mit HEITZ bezeichnet man solche Chromosomen als SAT-Chromosomen.

Die beweisenden Zusammenhänge zwischen Vorhandensein von SAT-Chromosomen und Nukleolenbildung stellt Abb. 12 übersichtlich dar. Es zeigt sich, daß 1. die Anzahl der Nukleolen mit der der SAT-Einschnürungen übereinstimmt, 2. die Nukleolen an jenen Stellen liegen, welche die SAT-Einschnürungen in der Telophase einnahmen (bei proximaler Lage in bezug auf den Spindelansatz dem äußeren Kernpol genähert, bei distaler dem Spindeläquator genähert), 3. daß die Größe der Nukleolen mit der Größe (Länge) der sekundären Einschnürung übereinstimmt.

<sup>1)</sup> Nach WULFF (1935) eilen die Trabantenchromosomen in der Anaphase den anderen Chromosomen voraus. Diese an der Mitose des generativen Kerns im Pollenschlauch einiger Angiospermen angestellte Untersuchungen bedürfen wohl noch der statistischen Sicherung und der Bestätigung an weiteren Objekten.



Wie sich die Nukleolen der Telophase an den sekundären Einschnürungen der SAT-Chromosomen bilden, zeigt unschematisiert Abb. 13. Die Lagebeziehung zwischen Nukleolen und den zugehörigen SAT-Chromosomen bleibt während der Kernruhe erhalten; es erscheint daher in der nächsten Prophase der Nukleolus in das betreffende Chromosom an bestimmter Stelle ein-

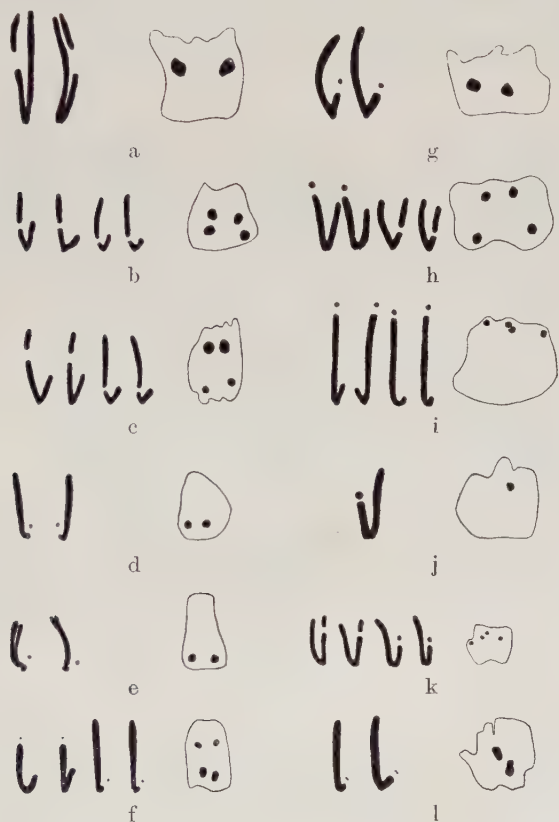


Abb 12. Schematische Übersicht über einige Fälle der Entstehung von Nukleolen an SAT-Chromosomen (10 Angiospermen und 2 Moose — *Makinoa* und *Aneura*). Beachte die Übereinstimmung der Zahl, Lage und Größe der Nukleolen in den Telophasekernen mit der Zahl, Lage und Größe der sekundären Einschnürungen an den Anaphasechromosomen. a *Vicia faba*, b *V. pannonica*, c *V. hybrida*, d *Crepis sibirica*, e *C. virens* (= *capillaris*.), f *C. pulchra*, g *Allium cepa*, h *Drosophyllum lusitanicum*, i *Aloë arborescens*, j *Makinoa crispata*, k *Hordeum vulgare*, l *Aneura pinguis*.

Nach HEITZ.

geschaltet oder, wenn die Einschnürung subterminal liegt, das SAT-Chromosom gewissermaßen am Nukleolus hängend. Dadurch finden die älteren Beobachtungen S. NAWASCHINS u. a. über den Zusammenhang von bestimmten Chromosomen mit dem Nukleolus ihre befriedigende Erklärung.

Die Feststellungen von HEITZ, die sich allgemein so ausdrücken lassen, daß im haploiden Satz zumindest ein SAT-Chromosom vorhanden ist (die Liliacee *Uvularia grandiflora* besitzt im haploiden Satz zwei SAT-Chromosomen — vgl. GEITLER 1934b,



Abb. 13. Entstehung der Nukleolen an den SAT-Einschnürungen bei *Vicia faba* (Saubohne). *a* späte Anaphase: man sieht in jeder Tochterplatte die sekundären Einschnürungen der beiden SAT-Chromosomen; *b* sehr frühe Telophase: die Chromosomen verdickt und verkürzt, an den sekundären Einschnürungen entsteht je ein Nukleolus; *c* etwas später als *b*. (Flemming-Benda.) — Nach HEITZ.

Abb. 105 *a* und unsere Abb. 6), wurde zunächst für zahlreiche höhere Pflanzen bestätigt (an über 100 *Crepis*-Arten durch BABCOCK & CAMERON, an ungefähr 100 Aloinen durch RESENDE, am Mais durch MCCLINTOCK, an Lebermoosen durch LORBEER, an *Allium* durch LEVAN 1935 und GEITLER; in tetraploiden Wurzeln von *Crepis capillaris* treten vier statt der zwei im diploiden Satz vorhandenen Nukleolen auf — GEITLER 1932). Für Tiere erfolgte die Bestätigung durch HEITZ 1933 und HEITZ & BAUER an *Bibio* (Diptere) und *Drosophila*, durch KAUFMANN (1934) und DOBZHANSKY (1934) an *Drosophila*, durch DEARING am Axolotl

(Abb. 14).<sup>1)</sup> Auch für den Wasserläufer *Gerris* sind SAT-Chromosomen wahrscheinlich gemacht (GEITLER 1937a). Unter den Protisten sind bisher drei Fälle von nukleolenbildenden Chromosomen bekannt geworden: die Opalinide *Zelleriella* (Abb. 5; CHEN 1936), die Grünalge *Cladophora* (GEITLER 1936) und eine in *Collozoum inerme* parasitische Peridiniece (PÄTAU 1937a).

Auf Grund dieser Beobachtungen ist es zweifellos, daß die Formung der Nukleolarsubstanz zu Nukleolen an den SAT-Chromosomen eine im ganzen Organismenreich weit verbreitete

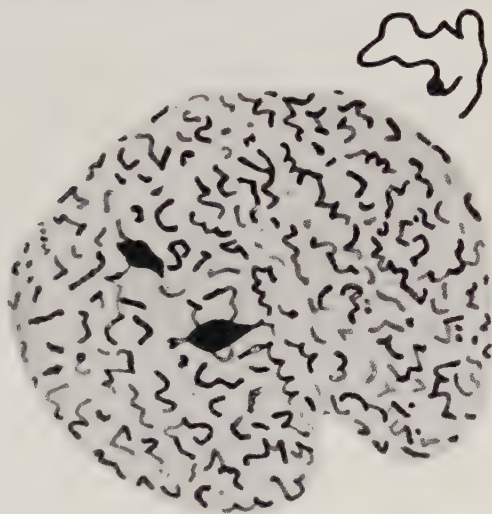


Abb. 14. Kern in Prophase von *Ambystoma tigrinum*: zwei SAT-Chromosomen mit eingeschalteten Nukleolen; rechts oben ein SAT-Chromosom aus der späten Prophase. — Nach DEARING.

Eigentümlichkeit darstellt. Die Rolle der SAT-Chromosomen besteht dabei in der Kondensation, nicht in der Erzeugung der Nukleolarsubstanz. HEITZ konnte an *Vicia* zeigen, daß in Kernfragmenten, die durch Teilungsunregelmäßigkeiten entstanden und denen ein SAT-Chromosom fehlte, dennoch Nukleolarsubstanz gebildet wurde. HEITZ drückt die Sachlage folgendermaßen aus: „Immer wenn SAT-Chromosomen vorhanden sind,

<sup>1)</sup> Bei *Ambystoma* treten im diploiden Satz zwei SAT-Chromosomen und zwei Nukleolen auf; abnormerweise kommen drei SAT-Chromosomen vor und dementsprechend finden sich drei Nukleolen.

müssen an ihnen die Nukleolen entstehen. Die SAT-Chromosomen wirken begrenzend auf die Zahl, Lage und Größe der Nukleolen. Fehlen die SAT-Chromosomen, so können sich die Nukleolen trotzdem bilden“. In Übereinstimmung hiermit stehen die Befunde McCLINTOCKS am Mais (1934), in dessen haploiden Satz ein SAT-Chromosom vorkommt (Abb. 15). Wird das nukleolenbildende Ende dieses Chromosoms durch Röntgen-

bestrahlung ausgeschaltet, so entstehen in den Mikrosporen, die das defekte Chromosom enthalten, statt eines Nukleolus zahlreiche kleine Nukleolarbrocken; in somatischen Zellen von Heterozygoten entsteht ein typischer Nukleolus nur an dem „gesunden“ Chromosom.

Im übrigen ergibt sich aus den Untersuchungen McCLINTOCKS an Translokationen zwischen dem SAT-Chromosom und einem anderen Chromosom, daß im einzelnen komplizierte physiologische Zusammenhänge bestehen. Abb. 15 zeigt das normale Chromosom 9, das normale SAT-Chromosom 6, das an dem Ende, wo der Trabant mit Faden ansetzt, eine kopfförmige Anschwellung besitzt, und die beiden nach Brüchen (Pfeile!) durch Verlagerung entstandenen abnormen Chromosomen 9<sup>6</sup> und 6<sup>9</sup> (in jedem Chromosom ist auch die Spindelansatzstelle eingezeichnet). In den Mikrosporen, die ein normales Chromosom 6 und 9 enthalten, entsteht ein Nukleolus am oberen, den Trabanten tragenden Ende des Chromosom 6 (Kombination I). In Mikrosporen mit der Kombination 9 und 6<sup>9</sup> (Kombination III) entsteht ebenfalls ein Nukleolus

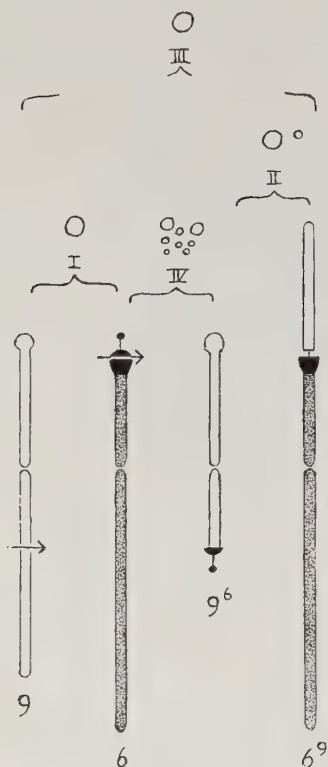


Abb. 15. Schematische Darstellung der Beziehung zwischen Nukleolen und Chromosomen bei der reziproken Translokation von Chromosom 9 und 6 bei *Zea Mays* nach den Ergebnissen McCLINTOCKS von HEITZ zusammengestellt.

und zwar an der Stelle, wo das Stück des Chromosoms 9 am Chromosom 6 ansetzt; hieraus ist der Schluß zu ziehen, daß nicht oder nicht allein der Verbindungsfaden zwischen Kopf und Trabant, sondern der anschließende Kopf bzw. Teile desselben wirksam ist. Hierzu stimmt, daß in der Kombination 9<sup>6</sup> und 6<sup>9</sup> (Kombination II) zwei Nukleolen auftreten; sie sind allerdings verschieden groß, wie man annehmen kann deshalb, weil die durch den Bruch erzeugten Teile des Kopfes bei der Nukleolenbildung verschieden wirksam sind. Bemerkenswert ist, daß bei Anwesenheit nur eines Teiles an diesem allein ein normal großer Nukleolus entsteht: es spielt also das gesamte physiologische Milieu im Kern mit. Andererseits entstehen bei der Kombination 6 und 9<sup>6</sup> (Kombination IV) außer je einem Nukleolus am Kopf noch mehrere kleine Nukleolen an anderen Stellen; da in dieser Kombination der untere Teil des Chromosom 9 fehlt, kann man mit McCLINTOCK annehmen, daß an der Regelung der Nukleolenbildung in diesem Teil liegende Gene beteiligt sind.

McCLINTOCK kommt zu der Auffassung, daß die Länge der sekundären Einschnürung nicht konstitutionell ist, sondern durch das verschieden starke telophasische Wachstum des Nukleolus, der gewissermaßen die benachbarten Chromosomenteile auseinander treibt, bedingt wird. Nicht die Einschnürung, sondern der anschließende kopfige Teil, die „nukleolenbildende Region“ des Chromosoms hätte die eigentliche Bedeutung. Dies steht jedoch mit den gesicherten gegenteiligen Angaben von HEITZ (1931, vgl. auch 1935) über die Bedeutung der Größe der SAT-Einschnürung in Widerspruch. Jedenfalls ergibt sich aber aus den Untersuchungen McCLINTOCKS, daß der an die Einschnürung angrenzende Chromosomenteil an der Nukleolenbildung mitbeteiligt ist. In diesem Sinn sind auch die Beobachtungen von FERNANDES an *Narcissus* zu verstehen (1935, 1936), wo der Nukleolus am äußersten Ende eines trabantenlosen Chromosoms entsteht; ähnliche Beobachtungen liegen auch für andere Blütenpflanzen vor (LEVAN 1935a an *Allium*, MATSUURA an *Trillium*, UPCOTT 1936c an *Eremurus*, SINOTÔ 1937 an *Rumex*) und für die Grünalge *Cladophora* (GEITLER 1936).

Die eben geschilderten Beziehungen zwischen Nukleolen und Chromosomen wurden erst in jüngster Zeit richtig verstanden. Daß irgend ein Zusammenhang besteht, war aus der Tatsache des Anliegens von Nukleolen an Chromosomen schon länger



bekannt (z. B. MONTGOMERY 1901, METZ 1927 an Insekten, S. NAWASCHIN, SENJANINOVA, M. NAWASCHIN 1925, SOROKIN 1927 an Blütenpflanzen; vgl. auch MODILEWSKI).

Auf solche Beobachtungen geht zum Teil die irrtümliche Auffassung zurück, daß die Nukleolarsubstanz am Aufbau der Chromosomen unmittelbar beteiligt ist. Sorgfältige morphogenetische Analysen und die Anwendung der Nuklealreaktion haben aber unzweideutig ergeben, daß ein derartiger substanzieller Zusammenhang nicht besteht, d. h. daß weder in der Prophase Nukleolarsubstanz auf die Chromosomen übergeht, noch daß in der Telophase die Chromosomen Nukleolarsubstanz abgeben. Für Nukleolen gehaltene Körper, deren Verhalten dem zu widersprechen scheint, sind keine Nukleolen, sondern heterochromatische Chromosomenstücke (Chromozentren) (vgl. das nächste Unterkapitel).

Dennoch werden solche Behauptungen auf Grund unkritischer mit veralteter Methodik durchgeführter Untersuchungen noch immer vorgebracht (FIKRY 1930, VAN CAMP 1934, CHRISTOFF & GENTSCHKEFF 1932, GAVAUDAN, GAVAUDAN & PELLETIER 1935, GAVAUDAN & CHEN 1935, GEORGEWITSCH 1935, MAJUMDAR & DATTA 1935). MARSHAK (1931) und McCLINTOCK meinen, daß die Nukleolen am Aufbau eines Teiles der Chromosomen, nämlich der Matrix beteiligt sind; auch hierfür fehlen alle Beweise.

Fälle, die eine primäre Unabhängigkeit der Entstehung der Nukleolen von den SAT-Chromosomen zeigen, sind bei einigen Blütenpflanzen bekannt geworden. Es entstehen dann in der frühen Telophase im Kern ungeformte Nukleolarmassen (DOUTRELIGNE, ZEEUW) oder zahlreiche kleine Nukleolen (FRANCINI). In den von DOUTRELIGNE und ZEEUW untersuchten Fällen ist die Nukleolarsubstanz um die einzelnen Chromosomen angesammelt, wodurch diese in der frühen Telophase an Dicke zuzunehmen scheinen (ähnlich verhält sich *Spirogyra*, vgl. weiter unten). Dieses Verhalten ergibt aber keine Widerlegung der Beobachtungen von HEITZ, wie manche Autoren meinen (z. B. DERMEN), sondern bildet eine Ergänzung derselben.

Unerwartete Befunde, wie der von PROPACH mitgeteilte, daß bei der Angiosperme *Limnanthes Douglasii* mit  $n = 5$  Chromosomen zwei SAT-Chromosomen, aber bis zu acht Nukleolen vorhanden sind, werden zweifellos noch eine befriedigende Aufklärung finden. Dies gilt auch für die noch nicht ganz über-

blickbaren Verhältnisse, die bei manchen Protisten herrschen. In einigen Fällen sind zwar typische SAT-Chromosomen vorhanden und dementsprechend ist eine im erwarteten Sinn geregelte Nukleolenentstehung verwirklicht, so bei *Zelleriella* und *Cladophora*. Dabei ist es bemerkenswert, daß in beiden Fällen teilweise Persistenz der Nukleolarsubstanz herrscht, d. h. keine völlige prophasische Auflösung und keine völlige telophasische Neubildung eintritt. Dies zeigt, daß auch die Nukleolenpersistenz, die bei Protisten verhältnismäßig häufig ist, aber auch bei Blütenpflanzen vorkommt (z. B. GHIMPU 1930 an *Acacia*), kein Argument gegen die SAT-Beziehung abgeben kann. Tatsächlich handelt es sich wohl nie um vollkommene Persistenz, d. h. um den Transport unveränderter Nukleolen in der Anaphase; vielmehr lassen sich deutliche Veränderungen während der Mitose auch an „persistierenden“ Nukleolen beobachten. Bezeichnend ist es auch, daß bei nahe verwandten Arten und bei der gleichen Art unter verschiedenen Außenbedingungen verschiedene Grade der Persistenz vorkommen (GEITLER 1936). Die Persistenz der Nukleolen ist also von dem gewöhnlichen Verhalten nicht grundlegend verschieden, wie es zunächst scheinen mag, sondern geht durch Übergänge in den Normalfall über.

Andere Protisten besitzen jedoch anscheinend keine SAT-Chromosomen. Am eingehendsten ist in dieser Hinsicht *Spirogyra* untersucht (GEITLER 1930 b, 1935 a, b, CONARD 1933). Die Nukleolen werden bei verschiedenen Arten in der Prophase verschieden weit abgebaut, in der Telophasie entsteht neue Nukleolarsubstanz im ganzen Kernraum ohne nachweisbare Beziehung zu bestimmten Chromosomen. Bei Arten, die in der Metaphase verhältnismäßig viel Nukleolarrestsubstanz besitzen, legt sie sich an die Chromosomen und wird mit ihnen in der Anaphase an die Pole befördert; die Chromosomen scheinen daher während der Anaphase dicker zu werden (Abb. 16). Es handelt sich also um einen wesensgleichen Vorgang, wie ihn DOUTRELIGNE und ZEEUW an Blütenpflanzen beschrieben (in diesen Fällen erfolgt die Beladung der Chromosomen mit Nukleolarsubstanz erst in der Telophasie). Wesentlich ist dabei, daß die transportierte Nukleolarsubstanz nur ein Teil des Nukleolus des Ruhekerns ist und physikalisch und chemisch verändert erscheint, und daß am Transport und der telophasischen Neubildung keine bestimmten Chromosomen allein oder vorherrschend beteiligt sind; letzteres ist um so



Abb. 16. Scheinbares Dickerwerden der Chromosomen in der Anaphase von *Spirogyra* durch Beladen mit Nukleolarsubstanz. *a—f Spirogyra setiformis*: *a—c* späte Prophase, Metakinese und Metaphase, *d—f* frühe bis späte Anaphase (Nukleolarsubstanz heller als die Chromosomen dargestellt). *g—k* Meta- (*g*) und Anaphase von *Spirogyra* sp., Nukleolarsubstanz punktiert; zwei Chromosomen besitzen eine sekundäre Einschnürung. (Subl.-Alk.) — Nach GEITLER.

auffallender, als bei manchen Arten sekundäre Einschnürungen vorkommen (bei der in Abb. 16g—k dargestellten Art sind zwei Einschnürungen vorhanden).

Es ist z. Zt. unmöglich zu entscheiden, ob in solchen Fällen tatsächlich keine SAT-Chromosomen-Beziehung besteht, oder ob sie in irgend einem weiteren Sinn doch vorhanden ist, aber durch die im Überschuß anwesenden Nukleolarmassen gänzlich verdeckt wird. Grundsätzlich ist die zweite Möglichkeit offen zu lassen, obwohl z. B. Arten, die zwei Chromosomen mit zwei sekundären Einschnürungen besitzen, in der Telophase sicher nicht einfach zwei Nukleolen kondensieren. Es muß aber auch die erste Möglichkeit im Auge behalten werden, denn es ist durchaus vorstellbar, daß die SAT-Chromosomenbeziehung eine sekundäre, auf dem Weg der Arbeitsteilung entstandene Erscheinung ist; d. h. daß primär alle oder mehrere Chromosomen gleichartig funktionierten, und erst nachträglich bestimmte nukleolenbildende Regionen an bestimmten Chromosomen sich ausbildeten.

Daß die letztere Annahme nicht der Grundlage entbehrt, zeigen die Untersuchungen BAUERS (1936) an den Riesenchromosomen in den Schleifenkernen der Chironomiden. Hier werden bei manchen Arten außer dem großen auffallenden „Haupt“-nukleolus, der in ein SAT-Chromosom eingeschaltet ist (Abb. 56), zahlreiche kleine Nukleolen gebildet, die später frei im Kernraum liegen, aber an ausgedehnten Abschnitten bestimmter Chromosomen entstehen. In Kernen gewöhnlicher Größe, wie sie bei Blütenpflanzen oder bei *Spirogyra* vorliegen, könnte diese Bildungsweise gar nicht beobachtet werden; vielmehr entstünde der Eindruck, daß Nukleolarsubstanz ohne Beziehung zu einem SAT-Chromosom oder zu anderen Chromosomen „willkürlich“ gebildet wird.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß es unter den Protisten noch in jeder Hinsicht unverständliche Fälle gibt. So ist bei *Amoeba dubia* (DAWSON, KESSLER & SILBERSTEIN) im Ruhekern überhaupt keine Nukleolarsubstanz vorhanden; erst in der Prophase entstehen feulgennegative „achromatic bodies“, die in der Anaphase passiv verteilt werden und in der Telophase wieder verschwinden.

Sicher ist, daß nicht alle sekundären Einschnürungen mit der Nukleolenbildung in Beziehung stehen. So ist bei *Drosophila*

*melanogaster* im X- und Y-Chromosom je eine SAT-Einschnürung vorhanden, außerdem besitzt aber ein Paar der großen Autosomen eine sekundäre Einschnürung, die sich nicht so verhält (Abb. 20). Analoge Fälle sind im Tier- und Pflanzenreich in größerer Zahl bekannt geworden. Ob diesen Einschnürungen eine Funktion zukommt oder nicht, ist unbekannt.

Zu dieser Art von sekundären Einschnürungen sind wohl auch die unmittelbar gar nicht sichtbaren Einschnürungen zu rechnen, die sich nur daran verraten, daß die Chromosomenarme an ihnen leicht einknicken (WERNER 1927 und UNGER 1936 an Vögeln) oder zerfallen (KEUNEKE an Dipteren, SEILER 1922 und SEILER & HANIEL 1921 an Schmetterlingen). Wahrscheinlich als sekundäre, nukleolenlose Einschnürung ist auch die sog. Querkerbe der Chromosomen mancher Copepoden anzusehen (KRIMMEL 1910, JANAKI-AMMAL 1911, KORNHAUSER 1915, HEBERER 1932; vgl. auch REUTER). Auffallend ist, daß die Deutlichkeit der Sichtbarkeit der Querkerbe nicht, wie zu erwarten wäre, mit der Streckung der Chromosomen einhergeht; so lassen die langen spermatogonialen Chromosomen von *Calanus finmarchicus* keine Querkerbe erkennen, während sie an den kurzen Chromosomen bei der Entwicklung der männlichen Genitalanlage deutlich sichtbar ist. Manche Abbildungen, z. B. KORNHAUSERS, lassen es übrigens möglich erscheinen, daß als Querkerbe die Spindelansatzstelle angesehen wurde.

#### 4. Euchromatin und Heterochromatin

Eine langbekannte Eigentümlichkeit der Geschlechtschromosomen in den Vorstadien der Reifeteilungen besteht darin, daß sie nicht, wie üblich, in der Interphase ihre dichte chromatische Beschaffenheit der mittleren Teilungsstadien verlieren und im Kern „verschwinden“, sondern ihre mitotische Beschaffenheit beibehalten. Dieses Verhalten wurde zuerst von HENKING 1891 an den X-Chromosomen der Wanze *Pyrrhocoris* festgestellt, und, nachdem sich seine weite Verbreitung im Tierreich gezeigt hatte (McCLUNG, MONTGOMERY, WILSON u. a.) von GUTHERZ 1907 als Heteropyknose bezeichnet. Unter den Pflanzen findet sich die gleiche Erscheinung bei Moosen (ALLEN, SHOWALTER, eingehend von HEITZ 1928 und LORBEER 1934 untersucht). Es stellte sich weiterhin heraus, daß Heteropyknose nicht nur in Verbindung mit den Reifeteilungen, sondern auch in somatischen



Kernen eintreten kann, daß nicht nur Geschlechtschromosomen, sondern auch bestimmte Autosomen sich heteropyknotisch verhalten können, und daß nicht nur ganze Chromosomen, sondern auch bestimmte Abschnitte von Chromosomen heteropyknotisch sein können.

Zu den heteropyknotischen Strukturen gehören die verbreiteten Chromozentren oder Prochromosomen (ROSENBERG 1904, 1909, OVERTON 1905, GRÉGOIRE 1907, 1931, LUNDEGARDH 1913, KUHN 1929, DOUTRELIGNE, MANTON u. a.); sie sind im Ruhekern erhalten gebliebene Chromosomen oder Teile von Chromosomen (ältere Lit. bei TISCHLER 1934; für Protisten fest-

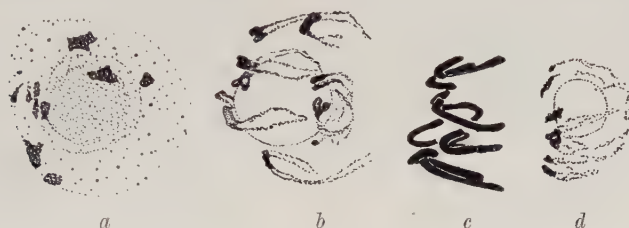


Abb. 17. Heterochromatin bei *Lactuca denticulata* (Angiosperme). Mitosen aus der Wurzelspitze. *a* Ruhekern mit Chromozentren; *b* Prophase, die heterochromatischen Chromosomenabschnitte von den euchromatischen deutlich unterscheidbar; *c* Anaphase, Eu- und Heterochromatin nicht unterscheidbar; *d* Telophase, Sichtbarwerden der Chromozentren an den proximalen Chromosomenabschnitten. (Alk.-Eisessig, Essigkarmin.) — Nach HEITZ.

gestellt durch HEITZ bei *Nitella*, KRETSCHMER bei *Oedogonium*, GEITLER 1935b und SUEMATSU 1936 bei *Spirogyra*, PÄTAU 1937b für Radiolarien; wahrscheinlich sind sie auch bei der Diatomee *Eunotia* vorhanden — GEITLER 1930a).<sup>1)</sup>

Die wesentliche Klärung der Zusammenhänge brachten die eingehenden Untersuchungen von HEITZ (1928, 1929, 1932, 1933; bestätigt und zum Teil weiter ausgebaut durch LORBEER 1930, 1934, GRÉGOIRE 1931, HAUPT 1932, 1933, SHIMOTOMAI & KOYAMA 1932, GEITLER 1933, DOUTRELIGNE 1933, TATUNO 1933, 1934, DANGEARD 1934, JACHIMSKY 1935, TINNEY 1935 bei Moosen und Blütenpflanzen, durch BAUER, KAUFMANN, PROKOFJEWA u. a.

<sup>1)</sup> Die Behauptung KÖHLER-WIEDERS, daß bei Peridinieen alle Chromosomen heterochromatisch wären, beruht auf einem Mißverständnis des Begriffs Heterochromatin.

bei Tieren).<sup>1)</sup> Mit HEITZ bezeichnet man die beiden sich verschieden verhaltenden Chromatin,,sorten“ als Euchromatin und Heterochromatin: Euchromatin ist jene Chromosomen-substanz, die in der Telophase die übliche Rückbildung erfährt, also bis auf die Chromonemata oder die Chromomeren abgebaut oder überhaupt unsichtbar wird, Heterochromatin jene Chromosomensubstanz, die im wesentlichen in maximaler mitotischer Ausbildung erhalten bleibt; letztere Erscheinung ist als Hetero-

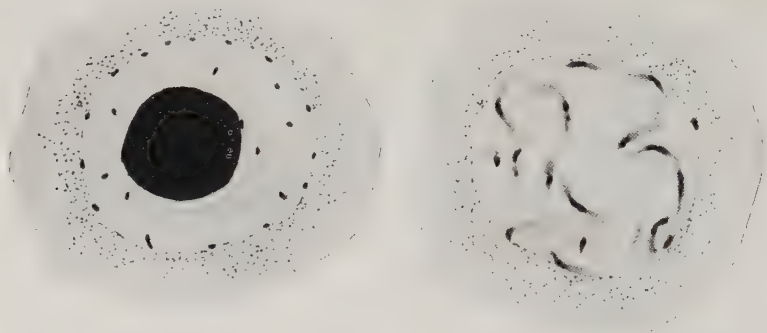


Abb. 18. Heterochromatin bei *Citrullus vulgaris* (Angiosperme). Links Ruhkern mit Chromozentren; rechts Prophase: die Chromozentren erweisen sich als Teile der sich ausdifferenzierenden Chromosomen, deren euchromatische Teile schwach gefärbt sind. (Flemming-Benda.) — Nach DOUTRELIGNE.

chromasie (= Heteropyknose) zu bezeichnen. Während der vollen Ausbildung der Chromosomen, also unmittelbar vor und nach der Metaphase, lassen sich Eu- und Heterochromatin weder im Leben noch nach Fixierung und Färbung unterscheiden; auch die Nuklealreaktion ergibt keine Unterschiede: Eu- und Heterochromatin sind gleich nukleal. Über etwaige chemisch-physikalische Unterschiede (isoelektrischer Punkt?) fehlen noch Untersuchungen. Das unterschiedliche Verhalten der Chromosomen oder Chromosomenabschnitte wird dagegen in der Pro- und Telophase und erst recht im Ruhkern deutlich (Abb. 17, 18, 22).<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Gegenteilige und zweifelhafte Angaben beruhen auf oberflächlicher Untersuchung (z. B. EICHORN).

<sup>2)</sup> Als „Achromatin“ kann man mit LORBEER die Substanz der Einschnürungen bezeichnen, die überhaupt nicht chromatisch im Sinn von

Die Heterochromasie ist bei verschiedenen Organismen in verschiedenem Grad ausgeprägt. Oft ist nur ein einziges Chromosom des Satzes heterochromatisch, so bei Wanzen, Heuschrecken und Lebermoosen das Geschlechtschromosom (Abb. 19). Es kann auch nur ein kleiner Abschnitt eines Chromosoms hetero-

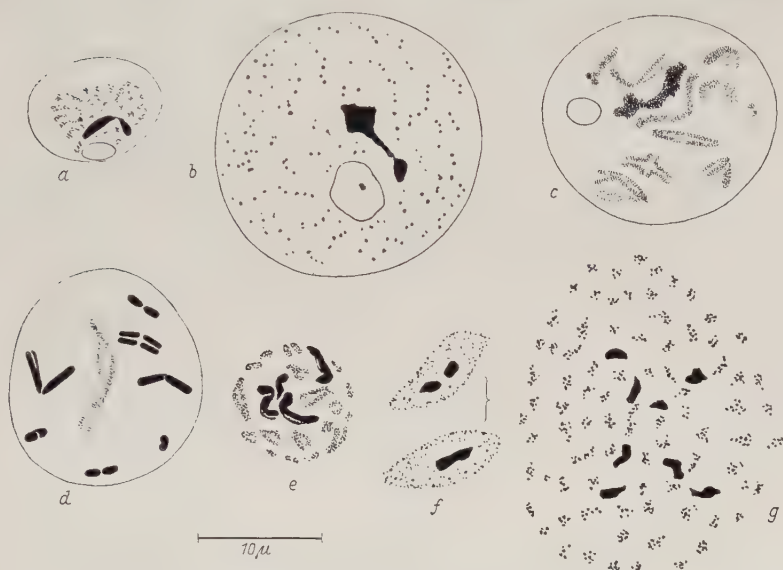


Abb. 19. Totale somatische Heterochromasie des X-Chromosoms bei *Gerris lateralis* (Wanze). a—d Spermatogenese: a Leptotänbukett, das zweiteilige X-Chromosom stark gefärbt; b mittlere Prophase: Autosomen fast unsichtbar (mit Chromomerenbau), X-Chromosom stark gefärbt (am Nukleolus ein Trabant); c, d frühes und spätes Diplonema: während die euchromatischen Autosomen sich kondensieren, nimmt die Färbbarkeit des X-Chromosoms ab (X in d deutlich längsgespalten). e tetraploider Kern aus dem Fettgewebe des Weibchens in mittlerer Prophase: vier heterochromatische X-Chromosomen. f tetraploide Ruhkerne aus dem Mitteldarm des Männchens mit zwei heterochromatischen X-Chromosomen (im unteren Kern vereinigt zu einem Sammelchromozentrum). g 16-ploider Ruhekern aus einem Hodenseptum (8 heterochromatische X-Chromosomen). (Essigkarm.) — Nach GEITLER.

„färbbar mit Kernfarbstoffen“ ist. Die Bezeichnung ist allerdings insofern nicht glücklich, als Chromatin im heutigen Sprachgebrauch einfach „Chromosomensubstanz“ bedeutet (BOVERI 1904) bzw. die Substanz des Ruhekerns, die in der Prophase die Chromosomen aufbaut; in diesem Sinn gibt es also kein „Achromatin“ innerhalb der Chromosomen.

chromatisch sein, so der Trabant bei manchen Liliaceen (bei *Uvularia* scheint auch er euchromatisch zu sein, so daß Heterochromatin überhaupt fehlt.) HEITZ gibt Heterochromasie auch für einzelne Chromomeren an, doch handelt es sich vielleicht um Sammelchromomeren, also letzten Endes um kurze Chromosomenabschnitte. In anderen Fällen besitzen alle oder einige Chromosomen des Satzes bestimmte heterochromatische Abschnitte (Abb. 17, 18, 20, 22). HEITZ hat dabei die Regel gefunden, daß die heterochromatischen Abschnitte auch an nicht homologen Chromosomen in gleicher Höhe liegen (Abb. 21); wieweit diese, von HEITZ als äquilocale Heterochromasie bezeichnete Erscheinung verbreitet ist, bleibt noch zu untersuchen. Oft sind es die proximalen, dem Spindelansatz benachbarten Teile, die heterochromatisch sind; im Ruhekern erscheinen dann die aus diesen Abschnitten hervorgegangenen Chromozentren einseitig, nämlich am äußeren Spindelpol gelagert, wodurch sog. „Kappenkerne“ entstehen (Abb. 22). Heterochromasie am Spindelansatz liegt wohl auch der Beobachtung COREYS an der Orthoptere *Stauroderus scalaris* zugrunde, bei der in der prämeiotischen spermatogonialen Telophase die proximalen Chromosomenabschnitte „konzentriert“ werden und sich zu vereinigen scheinen.

Die heterochromatischen Abschnitte besitzen die Eigentümlichkeit im Ruhekern zusammenzufließen, wenn sie miteinander in Berührung kommen (Abb. 19 f, 20, 22 d, g). Sie werden dabei oft  $\pm$  vakuolisiert und dadurch aufgelockert. Dieses Verhalten zeigt, daß die heterochromatischen Abschnitte nur im Vergleich mit den euchromatischen „unverändert“ erhalten bleiben, daß in Wirklichkeit aber Veränderungen tatsächlich ablaufen. Ebenso finden während der Prophase Veränderungen des Heterochromatins statt (Abb. 18, 22); besonders in den frühen Prophasestadien läßt sich das Heterochromatin kaum vom Euchromatin unterscheiden (Abb. 22 e). Das Heterochromatin nimmt also bis zu einem gewissen Grad am allgemeinen Chromatinzyklus teil. Dies wird auch an total heterochromatischen Chromosomen in der meiotischen Prophase deutlich, wenn diese in ihrer Entwicklung gegenüber den euchromatischen Autosomen nachhinken (Abb. 19 a—c) (die bekannte „Unterfärbbarkeit“ der X-Chromosomen in späteren Stadien bis zur Metaphase geht auf diese Verspätung zurück, Abb. 19 d).

Änderungen des Grades der Heterochromasie desselben Chromosoms oder Chromosomenabschnittes treten oft gesetzmäßig in verschiedenen Entwicklungsstadien ein. So sind die Geschlechtschromosomen z. B. vieler Insekten (McCLUNG, MONTGOMERY, WILSON, WENRICH, ROBERTSON, BELAR (1929a), REUTER u. a.) nur in der meiotischen Prophase und mehr oder weniger lange Zeit vorher in den Spermatogonien, nicht aber in den Somazellen heterochromatisch. Bei *Perla marginata* (Fliege) sind

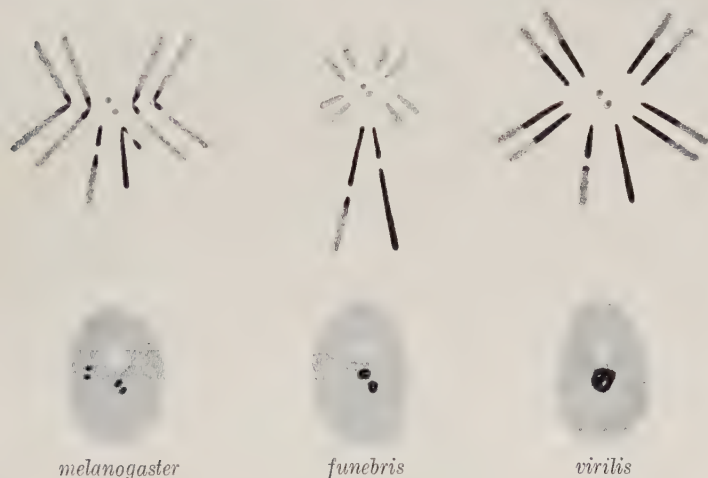


Abb. 20. Schematische Darstellung der Heterochromasie bei drei *Drosophila*-Arten. Oben Metaphaseplatten, unten Ruhekerne männlicher Individuen; das Heterochromatin ist schwarz dargestellt. In den Äquatorialplatten unten liegen die Geschlechtschromosomen, links das X-, rechts das Y-Chromosom; an ihren sekundären Einschnürungen entstehen die Nukleolen; bei *Drosophila melanogaster* ist außerdem eine sekundäre Einschnürung an einem großen Autosomenpaar vorhanden, die keinen Nukleolus bildet. — Nach HEITZ.

sie während der Spermatogenese der hermaphroditischen Männchen heterochromatisch, nicht aber während der Oogenese der gleichen Individuen (JUNKER). Bei *Gerris lateralis* (Wanze) sind die Geschlechtschromosomen dagegen in allen Kernen sämtlicher Gewebe heterochromatisch (Abb. 19, GEITLER 1937a); bemerkenswerterweise verhält sich die verwandte *Gerris lacustris* wie die anderen Wanzen, d. h. zeigt keine somatische Heterochromasie.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Anm. b. d. Korr. Inzwischen untersuchte andere Wanzen (GEITLER 1938) verhalten sich teils wie *Gerris lateralis*, teils wie *Gerris lacustris*. Im



Somatische Heterochromasie zeigen auch, soweit bekannt, die Dipteren (HEITZ, BAUER, Abb. 20). Bei Moosen und Blütenpflanzen scheint in der Regel die somatische Heterochromasie in allen Zellen gleich ausgebildet zu sein; doch gibt es Ausnahmen: so ist nach TINNEY Heterochromatin nur in den Ruhekernen meristematischer Zellen entwickelt, und in diesen zeigt nur der

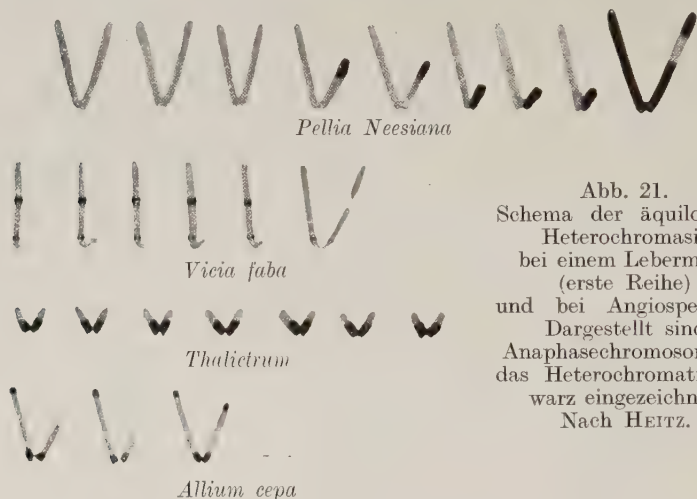


Abb. 21.  
Schema der äquilokalen  
Heterochromasie  
bei einem Lebermoos  
(erste Reihe)  
und bei Angiospermen.  
Dargestellt sind  
Anaphasechromosomen;  
das Heterochromatin ist  
warz eingezeichnet. —  
Nach HEITZ.

kurze Arm des X-Chromosoms Heterochromasie, während in den Prophasen das ganze X-Chromosom heterochromatisch ist.

Bis zu einem gewissen Grad läßt sich die Heterochromasie und ihre verschiedene Ausbildung damit erklären, daß in den heterochromatischen Abschnitten die Chromonemaspirale maximal mitotisch gestaucht bleibt (im Euchromatin rollt sie sich zu lockeren Windungen ab; vgl. Kap. III 2). Dafür spricht der Befund SHINKES (1937), daß mit Mitteln (z. B.  $\frac{1}{2}$  n-NH<sub>4</sub>Cl-Lösung), welche in den mitotischen Chromosomen eine Abrollung der gestauchten Chromonemaspirale bewirken, auch die Chromozentren der Ruhekerne ihre dichte Beschaffenheit aufgeben, was SHINKE und KUWADA (1937) auf eine künstlich hervorgerufene

ersten Fall ist das X-Chromosom groß, im andern klein im Verhältnis zur Gesamtmasse der Autosomen und daher zur Kerngröße. Es ist also wahrscheinlich, daß die relative Größe des X-Chromosoms für das Zustandekommen der somatischen Heterochromasie wesentlich ist.

Abrollung des Chromonemas zurückführen. Es bleiben jedoch tatsächlich kleine heterochromatische Körper übrig (SHINKE S. 457, Abb. 18). Auch andere Gründe sprechen dagegen, daß die heterochromatische Beschaffenheit ausschließlich auf dichter Spiralisierung beruht: so sieht man im Pachynema, das überhaupt nicht spiralisiert ist, daß sich die heterochromatischen Abschnitte von den euchromatischen durch größere, also substanzreichere Chromomeren unterscheiden (Abb. 45).

Verschiedene Heterochromasie liegt auch älteren Beobachtungen über Chromozentren zugrunde, die ohne Kenntnis der wahren Zusammenhänge angestellt wurden. So werden z. B. die Chromozentren in den *Drosera*-Tentakeln nach Fütterung größer (ROSENBERG 1899, 1909); auch andere Reize in beliebigen Zellen



Abb. 22.

Heterochromasie bei *Collinsia bicolor* (Angiosperme). Mitosen aus der Wurzelspitze. *a* späte Anaphase, ein SAT-Chromosom sichtbar; *b* späte Telophase; *c* Schwesterkernpaar fast in Ruhe; *d* Ruhekern in Seitenansicht, *g* in Polansicht; *e* frühe Prophase („Zerstäubungsstadium“); *f* späte Prophase. Die Umbiegungsstellen der Chromosomen (proximale

Abschnitte an der Spindelinserktion) sind heterochromatisch, sie erscheinen im Ruhekern als Sammelchromozentren. (Kochmethode.) — Nach HEITZ.

scheinen ähnlich zu wirken, so Pilzbefall (MILOVIDOV 1936b, ältere Lit. bei TISCHLER 1920/21, S. 65).

Alle Beobachtungen deuten darauf hin, daß die heterochromatische Ausbildung ganzer Chromosomen oder bestimmter

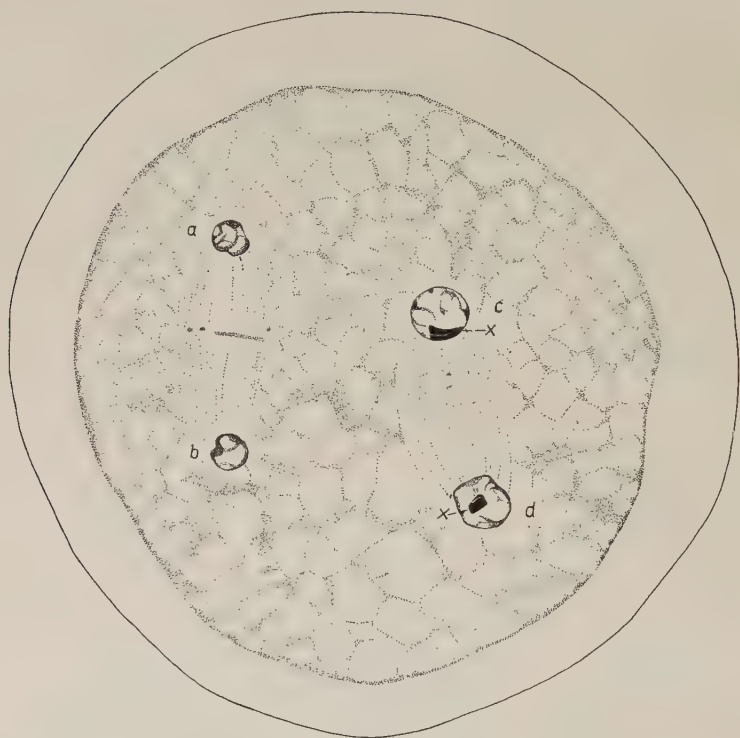


Abb. 23a. Beeinflussung der Kerngröße durch Heterochromatin. Späte Telophase (der II. meiotischen Teilung in der Sporenmutterzelle von *Sphaerocarpus Donellii* (Lebermoos). *a* und *b* sind die das kleine Y-Chromosom enthaltenden Kerne (das nicht erkennbar ist), *c* und *d* die das große heterochromatische X-Chromosom führenden Kerne (Essigkarmin). — 1215fach.

Nach LORBEER.

Abschnitte zwar primär genetisch bedingt ist, daß das In-Erscheinung-Treten im Einzelfall aber von physiologischen Umständen abhängt. Weitere Untersuchungen hierüber wären dringend nötig.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Das verschiedene Verhalten von *Gerris* und anderer Wanzen hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß das X-Chromosom der einen Art sehr groß, der anderen sehr klein ist (vgl. S. 39, Anm. 1!).

In einer anderen Hinsicht läßt sich aber wohl schon jetzt eine bestimmte physiologische Eigenheit des Heterochromatins feststellen. Die heterochromatischen Abschnitte sind, wie HEITZ an *Drosophila* zeigte, jene Teile, die auf Grund der Vererbungs-

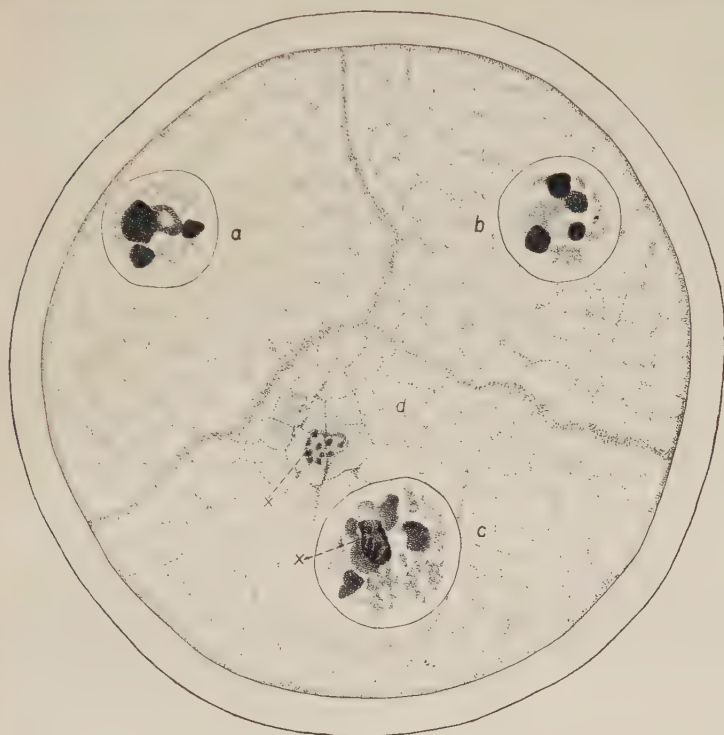


Abb. 23b. Späteres Stadium als Abb. 23a. ♀ Junge Sporentetrad mit je zwei verschieden großen Sporenanlagen; *c* und *d* die größeren, das X-Chromosom enthaltenden Kerne. Das Kernvolumenverhältnis  $\left(\frac{a+b}{2} : \frac{c+d}{2}\right)$  beträgt 1 : 1,79, das Zellvolumenverhältnis  $\frac{a+b}{2} : c$  1 : 1,66. — 1215 fach.

Nach LORBEER.

experimente als genarm befunden werden; genische Inaktivität und Heterochromasie fallen zusammen; dementsprechend liegen im Heterochromatin wenige Chromomeren (vgl. Kap. IV 5). Daß es sich dabei trotz der bisher verhältnismäßig geringen Zahl exakt durchgeführter Prüfungen (vgl.

KNAPP 1935b) nicht um einen Zufall handelt — der übrigens sehr unwahrscheinlich wäre — zeigt folgende allgemeine Überlegung (HEITZ 1932, 1935): die genische Aktivität der Chromosomen wirkt sich im Ruhekern, der eigentlich ein Arbeitskern ist, aus, d. h. eben in dem Zustand der maximalen Auflockerung der Chromosomen; umgekehrt ist aus dem heterochromatischen Kompaktbleiben zu schließen, daß diese Teile nicht oder wenig wirksam sind. — Ob die heterochromatischen Abschnitte allgemein mehr zu Brüchen neigen, wie MULLER & GERSHENSON meinen, bedarf noch näherer Untersuchung.

Im allgemeinen physiologischen Sinn erscheint das Heterochromatin manchmal als bloßer Ballast (*Gerris*), manchmal scheint ihm eine bestimmte trophische Bedeutung zuzukommen (Verhalten der Chromozentren bei *Drosera*). Eine ernstliche Stellungnahme ist z. Zt. ausgeschlossen, da noch zu wenige deskriptive und erst recht zu wenige experimentelle Untersuchungen in dieser Richtung vorgenommen wurden. Übrigens hat LORBEER für Lebermoose nachgewiesen, daß das Heterochromatin die Kerngröße und damit die Kernplasmarelation bestimmt: bei *Sphaerocarpus Donellii* sind nach der 2. meiotischen Teilung die Kerne, welche die großen heterochromatischen X-Chromosomen erhalten haben, deutlich größer als die das winzige Y-Chromosom enthaltenden Kerne (Abb. 23); dementsprechend sind je zwei Sporen einer Tetrade größer als die beiden andern. Es wäre danach zu erwarten, daß bei Tieren mit großem heterochromatischen X-Chromosom und kleinem oder fehlendem Y-Chromosom größere und kleinere Spermaköpfe auftreten. Tatsächlich läßt sich in der frühen II. Telophase auch ein Größenunterschied zwischen X- und O-Kernen bei Wanzen und Heuschrecken beobachten (GEITLER 1937a, HEBERER 1937); während der Spermatidenentwicklung tritt er aber zurück und läßt sich an den reifen Spermien nicht mehr nachweisen (HEBERER 1937). Dies mag damit zusammenhängen, daß das Größenverhältnis zwischen X-Chromosom und Autosomen zu ungünstig ist, um sich in den Spermaköpfen ausdrücken zu können.

Die Verhältnisse werden noch weiter dadurch kompliziert, daß es vielleicht zwei sich verschieden verhaltende „Sorten“ von Heterochromatin gibt. HEITZ (1934) fand in den Schleifenkernen von *Drosophila virilis* ein kompaktes, das er  $\alpha$ -Heterochromatin nennt, und ein aufgelockertes  $\beta$ -Heterochromatin; ersteres



entspricht nach HEITZ dem in den mitotischen Chromosomen sichtbaren Heterochromatin, das sich in den Schleifenkernen nicht wesentlich verändert, während letzteres in den mitotischen Chromosomen nicht sichtbar ist, sondern erst durch die riesenhafte Vergrößerung in den Schleifenkernen erkennbar wird. Diese Unterscheidung läßt sich aber wahrscheinlich nicht aufrecht-erhalten, da eher anzunehmen ist, daß das  $\beta$ -Heterochromatin dem der mitotischen Chromosomen entspricht und das  $\alpha$ -Heterochromatin eine andersartige Bildung ist (FROLOWA 1936; vgl. Kap. IV).

Von allen besonderen Fragen abgesehen, ergibt sich aus dem Vorkommen von bestimmten heterochromatischen Chromosomenabschnitten ein neuer wichtiger morphologischer Anhaltspunkt für die genetisch geforderte Längsdifferenzierung der Chromosomen. Weiterhin ergibt sich ein neues wichtiges diagnostisches Merkmal der Chromosomen: durch die Berücksichtigung der Heterochromasie konnten sonst unkenntliche Geschlechtschromosomen bei manchen *Drosophila*-Arten als solche erkannt (HEITZ 1933) und Rassenunterschiede bei Lebermoosen festgestellt werden (JACHIMSKY).

## 5. Veränderungen des äußeren Baus; Pathologie

Die chromosomalen Veränderungen lassen sich zunächst rein formal in zwei Gruppen zusammenfassen: sie bestehen entweder in Veränderungen der Gestalt bzw. des Volumens unter Erhaltenbleiben des Chromosoms als solchen, oder in einer Veränderung des Chromosomenkörpers selbst durch Zerfall in mehrere Stücke oder durch Vereinigung mehrerer Chromosomen zu einem neuen (Fragmentierung und Sammelchromosomenbildung).<sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> Die allgemeine Erscheinung des crossing over, die mit einer Bildung neuer Chromosomen verbunden ist (im Fall heteromorpher Gemini sind diese unmittelbar erkennbar), muß hier, da den Rahmen der Darstellung überschreitend, außer Betracht bleiben (HOLLINGSHEAD 1930, M. NAWASCHIN 1927, SWESCHNIKOWA, EMSWELLER & JONES, LEVAN 1936b, zusammenfassend DARLINGTON 1937), ebenso das segmental interchange (bei *Oenothera*, *Datura* u. a.; vgl. z. B. BLAKESLEE & CLELAND, zusammenfassend DARLINGTON 1937). — Damit soll aber nicht ausgedrückt sein, daß die weiter unten geschilderten Erscheinungen wesensverschiedene Vorgänge sind. Denn eine große Zahl dieser „abnormen“ chromosomalen Verände-

Beiderlei Veränderungen treten spontan auf oder können experimentell ausgelöst werden.

Die Gestalts- und Volumenveränderungen unter Intaktbleiben des Chromosoms wurden bereits geschildert (S. 7 ff.). Veränderungen, die das Chromosom als Individuum betreffen, treten bei manchen Objekten spontan in der Ontogenese auf. Das Musterbeispiel ist *Ascaris megalocephala*: hier sind in der Keimbahn vier (bei *univalens* zwei) lange Chromosomen vorhanden, die jedoch aus einer großen Zahl kurzer, mit den Enden aneinanderhängender Chromosomen bestehen, wie sich bei der Diminution zeigt, wo die langen Sammelchromosomen in ihre Einzelchromosomen zerfallen; die langen Chromosomen besitzen auch zahlreiche Spindelansatzstellen (Abb. 10 a, b).<sup>1)</sup> Rein formal ließen sich die Einzelchromosomen auch als „Fragmente“ der Keimbahnchromosomen auffassen; alle diese Fragmente besitzen aber je einen Spindelansatz.

Bei der Fragmentation im eigentlichen Sinn, also beim Zerfall eines typischen Chromosoms mit einer Ansatzstelle, ist dies nicht der Fall: nur jenes Fragment, das die Spindelansatzstelle des ursprünglichen Chromosoms enthält, besitzt einen Spindelansatz. Wie zahlreiche Untersuchungen übereinstimmend gezeigt haben; ist nur dieses Fragment dauernd erhaltungsfähig, d. h. kann an der Mitose aktiv teilnehmen; denn Fragmente ohne Spindelansatz können niemals einen neuen Spindelansatz bilden, bleiben daher bewegungsunfähig und werden früher oder später eliminiert (BELLING 1925, M. NAWASCHIN 1932 a, MATHER & STONE

rungen, die reziproken Translokationen, lassen sich als crossing over zwischen nicht homologen Chromosomen auffassen. Und die Voraussetzung aller derartiger Veränderungen ist das Auftreten von Brüchen.

<sup>1)</sup> Beispiele von Sammelchromosomen anderer Art bieten Rassen des Schmetterlings *Solenobia pineti* (SEILER 1922): drei Rassen unterscheiden sich dadurch, daß in den Reifungsteilungen 30, 31 oder 32 Chromosomenpaare auftreten; in der 30er Rasse ist ein aus drei Chromosomen zusammengesetztes Sammelchromosom vorhanden, in der 31er Rasse ist ein Teilchromosom, in der 32er Rasse sind alle drei Teilchromosomen selbständig. — Bei den Schmetterlingen *Lymantria monacha* und *Phragmatobia fuliginosa* kommen vier- und zweiteilige Sammelchromosomen vor (SEILER 1925, SEILER & HANIEL). — Vorübergehende Sammelchromosomenbildung kommt bei Heuschrecken dadurch zustande, daß sich das X-Chromosom an Autosomen (in verschiedenen Individuen an verschiedene) anheftet.

1933, RILEY 1936); Fragmente mit Spindelansatz verhalten sich normal (MÜNTZING 1934).

Die Unmöglichkeit der Neubildung des Spindelansatzes (wie jedes anderen Chromosomenteils) zeigt sich auch an experimentell ausgelösten Fragmentationen. Die künstliche Auslösung dieser und anderer chromosomaler Veränderungen gelingt durch Temperaturschocks (LUNDEGARDH 1914, PETO 1933), Narkose (WOYCICKI 1906, SAKAMURA 1915, 1916, 1920), Alternlassen der Samen (M. NAWASCHIN 1933, GERASSIMOWA 1935, NAWASCHIN & GERASSIMOWA 1936, PETO 1933), durch Zentrifugieren (KOSTOFF 1935) und vor allem durch kurzweilige Strahlung (Röntgen, Radium). Die zahlreichen Untersuchungen auf den zuletzt genannten Gebiet<sup>1)</sup> ergeben neben hier nicht interessierenden Tatsachen verschiedenartige Veränderungen, die grundsätzlich auf zwei Vorgängen, der Fragmentation und der Wiedervereinigung der entstandenen Bruchflächen, beruhen und die sich in folgende Gruppen zusammenfassen lassen: Fragmentation (Querzerfall in — meist — zwei Stücke), einfache Translokation (Bildung eines Fragments und Anheftung desselben an ein anderes Chromosom, Abb. 24), reziproke Translokation (Bildung zweier Fragmente, die ihre Plätze vertauschen), Deletion (Ausfall eines interkalaren Stückes und Vereinigung der entstandenen Enden), Inversion (verkehrte Einheftung eines interkalaren Stückes), Duplikation (Verdoppelung eines Stückes), Ringchromosomenbildung (Schlingenbildung und Ablösung der Schlinge als Ring).

Alle diese Veränderungen finden sich im Bereich des sog. Sekundäreffekts, d. h. in den Mitosen, die eine zeitlang nach der Bestrahlung eintreten. Im Unterschied hierzu läßt sich als

<sup>1)</sup> KÖRNICKE, ALBERTI & POLITZER (1924), MULLER & DIPPEL (1926), MULLER & SETTLES (1927), GOODSPEED (1929, 1932), GOODSPEED & AVERY (1930), MULLER & PAINTER (1929), PAINTER & MULLER, ROSANOWA (1929), SAPEHIN (1930), M. NAWASCHIN (1931 b, 1932 b), LEWITSKY & ARARATJAN (1931), KACHIDZE (1932), NABOURS & ROBERTSON (1933), MATHER & STONE (1933), HELWIG (1933), STONE (1933), LEWITSKY & SIZOWA (1934, 1935), KOLLER (1934 b), LEWITSKY, SHEPELEWA & TITOWA (1934), MATHER (1934), KNAPP (1935), MULLER & GERSHENSON (1935), GUSTAVSSON (1936), LEVAN (1936 a), RILEY (1936), HUSTED (1936), ATABEKOWA (1936), KAUFMANN & DEMEREC (1937), LEWITSKY (1937), NEBEL (1936, 1937), MARQUARDT (1937 b, c).

Primäreffekt die Wirkung auf die während der Bestrahlung im Gang befindlichen Mitosen bezeichnen. Zwischen Primär- und Sekundäreffekt liegt ein Zeitraum ohne Teilungen, die „mitosenfreie Zwischenzeit“ (ALBERTI & POLITZER, PEKAREK 1927, MARQUARDT 1937 b). Der Primäreffekt äußert sich, soweit er sich auf



Abb. 24a. Chromosomenaberrationen nach Röntgenbestrahlung. Polansichten von Metaphasen aus der Wurzelspitze von *Crepis capillaris* 1 normal; die drei Chromosomenpaare sind mit den Buchstaben A, C, D bezeichnet, D = SAT-Chromosom. 2—4 aus der  $f_1$ -Generation von röntgenbestrahlten Pflanzen: verschiedene einfache Translokationen: 2 ein Stück des einen Chromosoms A (links) auf ein Chromosom C verlagert (rechts), 3 ähnlich D auf C (rechts), 4 ähnlich D auf A (links). — Nach LEWITSKY.

die Chromosomen selbst bezieht, in Verklumpungen, besteht also offenbar in Veränderungen der Matrix bzw. der äußeren „Flüssigkeitsschichte“ (MARQUARDT 1937 b).

Die als Sekundäreffekt sichtbar werdenden Fragmentationen können ganze Chromosomen oder nur eine Chromatide betreffen.

Entsprechend gibt es Chromosomen- und Chromatidtranslokationen; die Chromatidtranslokationen erwiesen sich bisher immer als reziprok.

Nach NEBELS Untersuchungen (1936, 1937) gibt es nicht nur Chromatidfragmentationen, sondern auch Fragmentationen der Halbhromatiden. NEBEL meint, daß der Doppelbau der Chromatiden sich auf diese Art nachweisen läßt und nimmt im besonderen an, daß das Leptonemachromosom aus zwei Chromatiden besteht, deren jede zwei Halbhromatiden (Chromonemata) enthält. Da die auf Brüche von Halbhromatiden hinweisenden Erscheinungen nur selten auftreten und zu den Angaben anderer Beobachter im Gegensatz stehen — was NEBEL aber auf Unterschiede in der Methodik zurückführt — sind wohl weitere Untersuchungen abzuwarten (vgl. Kap. III 2).

Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang vor allem die neuesten Untersuchungen MARQUARDTS (1937c), in welchen für die Mitose wie die Meiose von Blütenpflanzen eingehend die Frage des Zeitpunktes der Translokationen behandelt wird. MARQUARDT schließt aus seinen Versuchen, daß die während der Mitose sichtbar werdenden Translokationen ausschließlich während der Kernruhe erfolgen (Fragmentationen können aber auch während der Mitose auftreten, vgl. z. B. RILEY 1936). Es treten dabei sowohl Chromosomen- wie Chromatidtranslokationen auf. Das gleiche gilt für die Meiose, bei welcher die Auslösung ebenfalls im Ruhezustand, bzw. während des Übergangs zum Leptotänstadium erfolgt. Die Chromatidtranslokationen zeigen nach MARQUARDT an, daß die Chromosomen schon vor der Mitose bzw. Meiose „längsgespalten“ sind (auf die Angaben NEBELS geht der Verf. nicht ein). Doch wird mit Recht betont, daß sichere Aussagen über den Zeitpunkt der Längsspaltung noch verfrüht sind. Außerdem ist der Begriff „Längsspaltung“ vieldeutig: Chromosomenspaltung und Doppelchromonema sind nicht dasselbe; ferner kann die Röntgenwirkung nur die verschiedene Reaktionsfähigkeit von Chromosomenteilen anzeigen, nicht aber morphologische Tatsachen sicher erkennen lassen (vgl. Kap. III 2).

Die Anheftung im Fall von Translokationen geschieht gewöhnlich mit den Enden. Nur sehr selten erfolgt seitliche Anheftung, wodurch gewissermaßen „verzweigte“ Chromosomen entstehen (z. B. laterale Trabanten, MATHER & STONE 1933,



LEVAN 1932, 1936a).<sup>1)</sup> Spindelansatzlose Fragmente scheinen die Neigung zu haben, sich eher an Bruchstellen als an intakte Enden anzusetzen (HELWIG 1933). Unter Umständen entstehen „Sammelchromosomen“ und neue Chromosomen mit mehr als einem Spindelansatz (MATHER & STONE 1933, KOLLER 1934, LEVAN 1936a).<sup>2)</sup>

Ein eigenartiges Verhalten fand WHITE (1935, 1936) nach der Bestrahlung von spermatogonialen Mitosen von *Lccusta migratoria* (Orthoptere). Es entstanden nach 3—11 Tagen Chromosomen, die in der Pro- und Metaphase nicht zwei, sondern vier Chromatiden besaßen; der Spindelansatz war jedoch ungeteilt. WHITE nennt diese, an meiotische Chromosomenpaare erinnernden Chromosomen Diplochromosomen (Abb. 24 b). Von allgemeinstem Interesse ist die dabei offenbar werdende Tatsache, daß sich der Spindelansatz anders als die Chromosomenarme verhält. Für die Entstehung solcher Diplochromosomen zieht WHITE zwei Möglichkeiten in Betracht, die sich mit MARQUARDT (1937 b) folgendermaßen darstellen:

„1. Es sind seit der letzten Metaphase im Chromosom statt einer zwei Längsteilungen abgelaufen. Dabei ist aber die Kommissur ungeteilt geblieben und hält die beiden Chromosomen zusammen.

2. Die Teilung der Insertionsstelle in der beginnenden Metaphase ist ausgeblieben, die Chromosomen haben sich so nicht voneinander trennen können. Ohne Anaphase sind sie dann in den Ruhezustand übergegangen, die dabei erfolgende Abwicklung der Spiralen der Metaphasechromosome führt ein lockeres Um-einanderwinden der einmal gespaltenen Chromosomen herbei.

---

<sup>1)</sup> Als Chromosomenäste gedeutete Strukturen kommen auch sonst gelegentlich vor; sie stellen nicht dauernd lebensfähige Abnormitäten dar. Die für *Drosophila* behaupteten „Äste“ dürften durch die Beobachtung von OFFERMANN (1936) widerlegt sein: der Ast besteht eigentlich aus einer Schlinge, die durch Paarung entlang einer symmetrischen Duplikation zustandekommt.

<sup>2)</sup> Chromosomen mit zwei Spindelansätzen entstehen auch in für eine Inversion Heterozygoten bei crossing over im invertierten Abschnitt (S. G. SMITH, RICHARDSON 1936, UPCOTT 1937 b). — In diesem Zusammenhang sei auf die zahlreichen anderen abnormen Chromosomenformen, z. B. Ringchromosomen, die durch crossing over entstehen können, hingewiesen (Zusammenfassung bei DARLINGTON 1937).

Im Ruhezustand vor der nun folgenden Mitosis spalten sich die durch das Versäumnis der Kommissur nicht auseinandergekommenen Chromosomen ganz so, wie sie es auch im Normalfalle getan hätten. Dann beginnt die Kernteilung und die locker uminandergewundenen Chromosomen mit 4 Chromatiden werden in der beschriebenen Art sichtbar.“

Über die unmittelbaren Ursachen der Fragmentbildung bestehen zur Zeit nur Vermutungen. Eine Ursache dürfte in der herabgesetzten Viskosität der Chromosomen liegen; so konnte HELWIG an der Orthoptere *Circotettix* zeigen, daß die Chromo-



Abb. 24b. Nach Röntgenbestrahlung aufgetretene Diplochromosomen aus den Spermatogonien von *Locusta migratoria*; links späte Prophase, rechts Schema eines normalen Chromosoms und eines Diplochromosoms in der Metaphase. — Nach WHITE.

somen bestrahlter Tiere in der Anaphase länger ausgezogen werden als die unbestrahlter. Nach GUSTAFSSON ist die Stabilität der Chromosomen unter verschiedenen Bedingungen (Hydratur) verschieden. Eine andere Frage ist die, ob bestimmte Bruchstellen im Chromosomenbau präformiert sind. HELWIG 1933 und MATHER 1934 meinen für ihr Röntgenmaterial, daß die Brüche die Nähe des Spindelansatzes bevorzugen (KOSTOFF 1935 fand das gleiche nach Zentrifugierung). LEWITSKY & SIZOWA geben dagegen für *Crepis capillaris* an (vgl. Abb. 24), daß die Brüche im Chromosom A und D nie näher vom Spindelansatz als  $\frac{3}{10}$  der Länge des langen Armes, im Chromosom C nie näher als  $\frac{2}{10}$  auftreten; im übrigen werden auch andere, bestimmte Stellen der Arme von den Brüchen vermieden; die Häufigkeit der Brüche verhält sich auch nicht proportional zur Armlänge. Es liegen also gewisse Anhaltspunkte dafür vor, daß sich auch in dem Auftreten von Brüchen eine bestimmte Längsdifferenzierung der Chromosomen aus-

drückt. Jedoch sind die bruchgefährdeten Stellen keineswegs mit den morphologisch sichtbaren Einschnürungen identisch; dies betonen vor allem NAWASCHIN & GERASSIMOWA für die in alternden Samen (Embryonen) gefundenen Chromosomenmutationen, die sich wie die nach Bestrahlung auftretenden verhalten.

Auf eine andere Größenordnung beziehen sich die Versuche von MULLER & PROKOFJEWA über Brüche in einem sehr kurzen Abschnitt des X-Chromosoms von *Drosophila melanogaster*. Dieser Abschnitt ist in dem Riesenchromosom (Abb. 54) als Doppelscheibe sichtbar, auf Photographien in ultravioletttem Licht erscheint sie vierteilig (ELLENHORN, PROKOFJEWA & MULLER). Für die sieben untersuchten Brüche ergab sich aus dem Kreuzungsexperiment, daß einige identisch sind und daß im ganzen vier verschiedene Bruchstellen vorliegen. Die Brüche treten also an bestimmten Stellen, die wenigstens um eine Chromomere voneinander getrennt sind, auf, woraus folgt, daß die Chromosomen aus letzten unteilbaren materiellen Einheiten (den Genen) bestehen.

Über die Bruchhäufigkeit in heterochromatischen Abschnitten liegen einander widersprechende Angaben vor: MULLER & GERSHENSON (1935) u. a. fanden im Heterochromatin eine gesteigerte Häufigkeit, während KAUFMANN & DEMEREC 1937 keine Unterschiede fanden (vgl. auch Kap. IV 5).

Die Fähigkeit zur Fragmentation, Translokation usw. ist in manchen Fällen nachweisbar genotypisch kontrolliert. So fand LEWITZKY 1937 in verschiedenen Nachkommen bestrahlter Pflanzen bezeichnende Unterschiede in der Häufigkeit des Auftretens von Röntgenabweichungen.

Ähnlich Veränderungen des Chromosomenbaus, wie sie sich experimentell herstellen lassen, spielen zweifellos in der Phylogenie der Organismen eine Rolle. Derartige Untersuchungen wurden wiederholt vorgenommen, allerdings vielfach auf rein spekulativer Grundlage (STRASBURGER 1910, MATSCHECK 1910, METZ 1914, 1916, DELAUNAY 1922, 1926, 1929, GATES 1924, YAMAMOTO 1935, M. NAWASCHIN 1925, 1926, TAYLOR 1925, HEITZ 1927, TISCHLER 1928, SPRUMONT 1928, LEWITSKY 1929, ANDERSON & SAX 1936, GOTOH 1924, 1933, RAO 1933, MÜNTZING 1934, HAGA 1934, SWEZY 1935, 1937 u. a.). Grundsätzlich ist dabei festzuhalten, daß sich verschiedene Chromosomenzahlen nicht einfach durch Fragmentation oder Sammelchromosomen-

bildung erklären lassen; da die Spindelansatzstelle nicht neugebildet wird, werden ansatzlose Fragmente eliminiert; umgekehrt sind Sammelchromosomen mit mehreren Ansatzstellen anscheinend nicht dauernd manövrierfähig (Ausnahme *Ascaris*, wo aber besondere Verhältnisse herrschen). Eine Vergrößerung der Chromosomenzahl ist also nur durch Neueinführung von Chromosomen oder Chromosomenteilen mit Ansatz möglich (M. NAWASCHIN 1932a). Für *Drosophila* läßt sich annehmen, daß

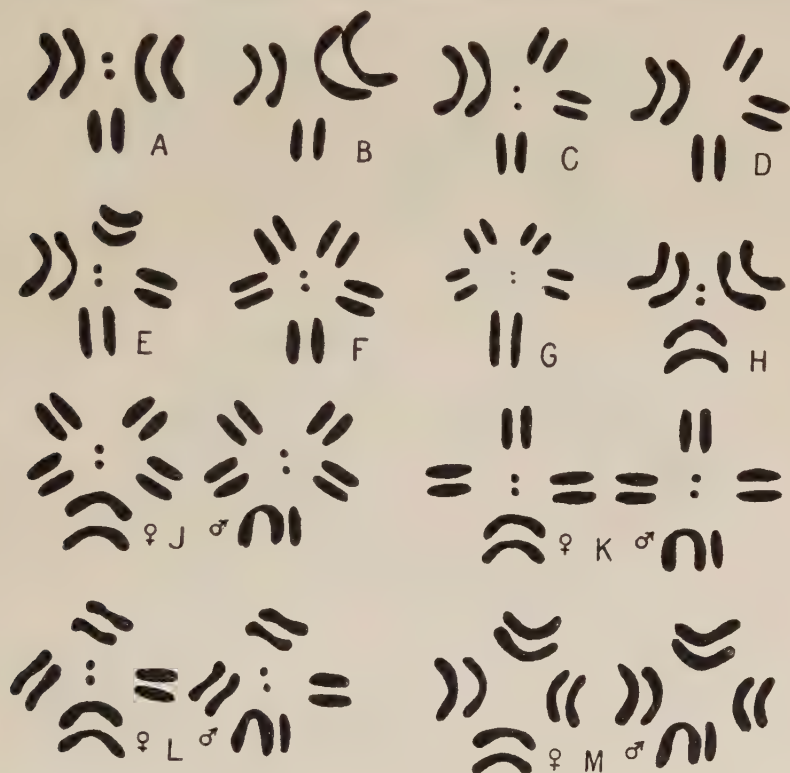


Abb. 25. Schematischer Vergleich der diploiden Chromosomenbestände einiger *Drosophila*-Arten und anderer Dipteren (in Einzelheiten überholt!). A Typus *D. melanogaster*, *simulans*, *robusta* u. a., *Chymomyza amoena*, *Mycodrosophila dimidiata*, *Scaptomyza graminum*. B *D. earlei*. C *D. calloptera*, *Scaptomyza adusta*. D *D. immigrans*. E *D. melanica*. F *D. virilis*, *similis* u. a. G *D. funebris*. H *Cladochaeta nebulosa*. I *D. hydei*, *repleta*. K *D. obscura*. L *D. affinis*. M *D. caribbea*. In den oberen beiden Reihen sind nur die Bestände der Weibchen dargestellt; im Bild unten immer das Geschlechtschromosomenpaar. — Nach METZ aus BELAR.

neue Ansatzstellen vom Y-Chromosom eingeführt werden können, da dieses infolge seiner genischen Inaktivität als überzähliges Chromosom oder Fragment anwesend sein kann, ohne die Reaktionsnorm des Organismus zu beeinträchtigen (STURTEVANT & TAN 1937).

Daß Fragmentation, Translokation (im weitesten Sinn) und Sammelchromosomenbildung in der Phylogenese vorkommen, wird durch die vergleichende Analyse verwandter Arten und

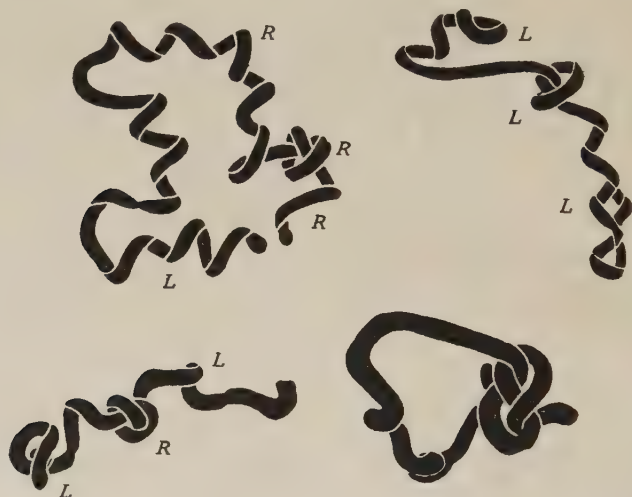


Abb. 26a. Knotenbildung in der Prophase der ersten Pollenkornteilung von *Paris quadrifolia*. — 3583fach, nach HUSTED.

Rassen nahegelegt und läßt sich in manchen Einzelfällen so gut wie beweisen. Zahlenunterschiede werden oft unter der Annahme verständlich, daß sich zwei „stabförmige“ („einarmige“) Chromosomen zu einem zweiarmigen (V-förmigen) zusammengeschlossen haben: statt  $n$  stabförmige bei der als Ausgangsform aufzufassenden Art sind dann  $n - 2$  stabförmige + 1 V-förmiges, oder  $n - 4$  stabförmige + 2 V-förmige Chromosomen usw. vorhanden (ROBERTSON 1914, 1916, SHINJI an Heuschrecken, MATTHEY an Sauriern). INARIYAMA fand bei der Blütenpflanze *Lycoris* folgende Zahlen bei verschiedenen Arten:  $2n = 22$  stabförmige,  $2n = 12$  (2 stabförmige, 10 V-förmige),  $2n = 13$  (4 stabförmige, 9 V-förmige),  $2n = 17$  (12 stabförmige, 5 V-förmige) usw.; in der



Meiose paart sich je 1 V-förmiges mit 2 stabförmigen Chromosomen. Es darf daraus freilich nicht geschlossen werden, daß V-förmigen Chromosomen überhaupt aus zwei stabförmigen zusammengesetzt sind; das Verhältnis von stabförmigen und V-förmige Chromosomen stimmt auch keineswegs bei allen Organismen mit der Erwartung überein, was zeigt, daß auch andere phylogenetische Veränderungen vorkommen. Aus allgemeinen

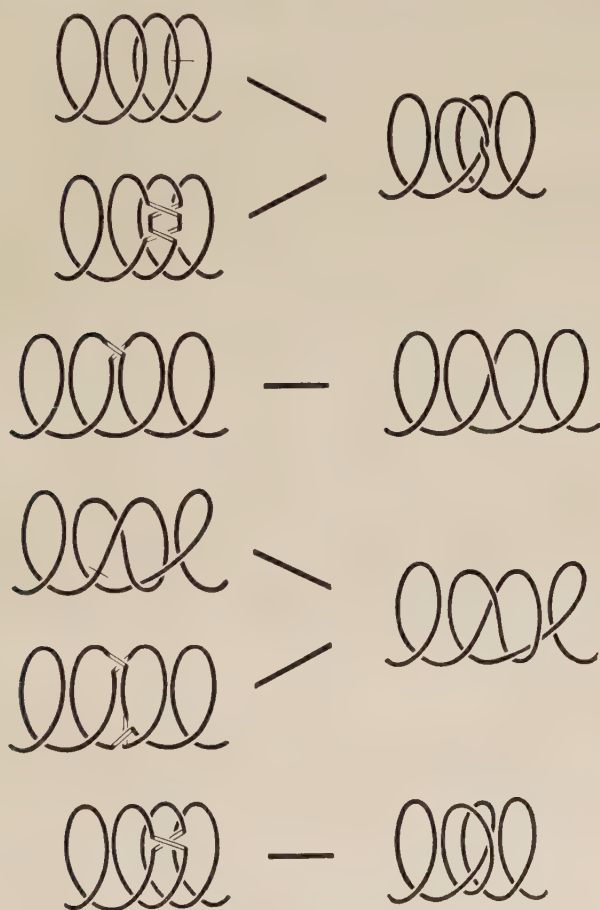


Abb. 26 b. Schema für die spontane Entstehung von Knoten und Ringen (unten) in der somatischen Prophase durch Bildung von Brüchen und Wiedervereinigungen; hierbei können sich Inversionen von Chromosomenabschnitten ergeben. — Nach HUSTED.

Gründen dürfte ferner anzunehmen sein, daß die V-förmigen Chromosomen die phylogenetisch ursprünglichen sind; besonders DELAUNAY hat darauf hingewiesen, daß sich Reihen aufstellen lassen, die durch eine allmähliche Verkürzung eines Armes gekennzeichnet sind.

Translokationen von Armen und damit ein Wechsel zwischen Stab- und V-Form hat nachweisbar bei *Drosophila* eine große Rolle gespielt, wo sich die Chromosomenzahlen 3, 4, 5 und 6 finden (Abb. 20, 25) (METZ 1916). Durch die genaue Lokalisation des Heterochromatins (Abb. 20) und der Analyse der Riesenchromosomen in den Schleifenkernen im Verein mit den genetisch-experimentellen Ergebnissen war es in diesem Fall möglich, so tief wie sonst nirgends in die Probleme einzudringen (DOBZHANSKY & BOCHE 1933, GRAUBARD 1934, KOLLER 1934, 1936, PAINTER & STONE 1935, PÄTAU 1935, DOBZHANSKY & TAN 1936, DONALD 1936, STURTEVANT & TAN 1937, DOBZHANSKY 1937). So läßt sich z. B. aussagen, daß der rechte Arm des X-Chromosoms von *Drosophila pseudoobscura* die gleichen loci wie der linke Arm des III. Autosoms von *melanogaster* und *simulans*, das III. (ein-armige) Chromosom von *virilis* und das X-Chromosom von *affinis*, *obscura* und *willistoni* enthält. Für *melanogaster* und *pseudoobscura* lassen sich folgende Homologien der Chromosomen bzw. -arme feststellen (l und r bedeutet linker oder rechter Arm):

|                      |     |       |       |      |       |    |
|----------------------|-----|-------|-------|------|-------|----|
| <i>melanogaster</i>  | X   | III l | III r | II r | III l | IV |
| <i>pseudoobscura</i> | X l | X r   | II    | III  | IV    | V. |

Der Chromosomensatz von *melanogaster* ist auf Abb. 4 und 20 dargestellt; *pseudoobscura* hat ein zweiarmiges X-Chromosom und vier einarmige Autosomen.

Es ergibt sich also, daß bei *Drosophila* die Arme als ganze im wesentlichen intakt geblieben sind, daß aber die Arme verschiedene Bindungen zu Chromosomen eingegangen haben. Außerdem sind auch Inversionen innerhalb der Arme eingetreten (vgl. das — allerdings nicht endgültige — Schema bei STURTEVANT & TAN); Inversionen, die den Spindelansatz umfassen und auch lange Translokationen fehlen (offenbar deshalb, weil sie in Heterozygoten starke Sterilität hervorrufen). Ferner kommen Deletionen und Duplikationen vor (OFFERMANN, KOLLER 1936). OFFERMANN konnte zeigen, daß *melanogaster* und *simulans* die gleiche Duplikation besitzen, woraus sich, allerdings nicht

ganz zwingend, schließen läßt, daß die Stammform beider Arten diese Duplikationen bereits besaß.

Inversionen von Abschnitten der Arme (ohne Spindelansatz) sind anscheinend weit verbreitet. Ihre Feststellung ist an Objekten, die keine Prüfung durch das genetische Experiment oder an Schleifenkernen zulassen, durch die unmittelbare zytologische Beobachtung möglich, wenn sie heterozygotisch auftreten und in ihnen crossing over erfolgt, da hierbei Fragmente und Chromosomen mit mehreren Spindelansätzen von bestimmter Zahl und Länge entstehen (S. G. SMITH, RICHARDSON, UPCOTT 1937, GEITLER 1937 b an Blütenpflanzen, DARLINGTON 1936 b an Heuschrecken). Eine besondere Häufung von Inversionen (bei einer Chromosomenzahl von  $n = 10$  mindestens 21 verschiedene) wurde an natürlichen Beständen von *Paris quadrifolia* (Liliacee) gefunden (GEITLER 1937 b).

Eine Möglichkeit der Entstehung von Inversionen (und anderer Chromosomenveränderungen) hat HUSTED (1937) in der ersten Pollenkornmitose von *Paris* und *Pancremium* nachgewiesen (Abb. 26): in einem bestimmten Stadium der Prophase treten in den schraubig gewundenen Chromosomen Knoten auf, die sich aus einem Auseinanderbrechen und nachfolgender „falscher“ Wiedervereinigung der Enden erklären; diese geknoteten Chromosomen verhalten sich weiterhin ganz normal, da die Knoten sich ohne Beschädigung der Chromosomen lösen. Auf die gleiche Weise können auch Ringchromosomen entstehen, die jedoch nicht dauernd lebensfähig sind. Spontane Bildung von Brüchen und Vereinigungen fand auch UPCOTT (1937 a) in Pollenkörnern von *Tradescantia* und *Hyacinthus*; das Ergebnis waren abnorme Chromosomen mit zwei Ansatzstellen.

### 3. Kapitel

## Mikroskopischer Feinbau

### 1. Einleitung

Die Betrachtung der Chromosomenmorphologie unter den Gesichtspunkten „äußerer Bau“ und „Feinbau“ ist künstlich (doch läßt sie sich aus Gründen der Darstellbarkeit nicht vermeiden). Es ist selbstverständlich, daß innerer und äußerer Bau in bestimmter Beziehung zueinander stehen, indem dieser nur ein Ausdruck jenes ist. So wurde schon erwähnt, daß das Längen-Breiten-Verhältnis, also der Grad der Gedrungenheit der Chromosomen von der Spiralisierung abhängt (S. 10). Die Erscheinung der Eu- und Heterochromatinbildung ließe sich ebenso gut als Feinstruktur wie als äußerliches Bauelement behandeln.

Ähnlich künstlich ist die Einteilung des Themas „Feinbau“ in die im folgenden unterschiedenen Hauptabschnitte. Spiralbau, Chromomerenbau und Scheidenbau stehen weder in einem Gegensatz, noch sind sie verschiedene Deutungen gleicher Strukturen. Sie stehen vielmehr untereinander in einem gesetzmäßigen Verhältnis. Nur weil sie in verschiedenen Stadien des Formwechsels der Chromosomen und nach verschiedener Behandlung verschieden deutlich in Erscheinung treten, lassen sie sich getrennt behandeln.

### 2. Spiralbau

Die mit dem Schlagwort „Spiralbau“ bezeichnete Baueigentümlichkeit der Chromosomen läßt sich kurz folgendermaßen beschreiben: der zylinderförmige Körper der vollausgebildeten Chromosomen der mittleren Teilungsstadien besteht aus einer ihn der Länge nach durchziehenden, dicht gewickelten Spirale und

einer sie einhüllenden Substanz (Abb. 27 a).<sup>1)</sup> Der Spiralfaden stellt den „eigentlichen“, d. h. sichtbar oder unsichtbar persistierenden, die Gene tragenden Chromosomenkörper dar; er ist viel länger als das Chromosom voller Ausbildung. In der mitotischen Telophase und Prophase wird der Spiralfaden zu losen Windungen aufgelockert, in der meiotischen Prophase maximal gestreckt und erscheint als gerades, entsprechend dünnes und langes „Chromosom“. Der wesentliche Vorgang des Teilungs-

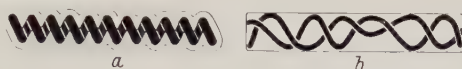


Abb. 27. Schema des Spiralbaus somatischer Chromosomen: *a* nach der in diesem Buch als wahrscheinlich betrachteten Auffassung, *b* nach der oft vertretenen älteren Annahme. Das in *a* dargestellte Chromonema ist wahrscheinlich längsgespalten. — Nach GEITLER.

zyklus besteht in einer Spiralisierung und Entspiralisierung, was sich in dem bekannten Kürzer- und Dickerwerden der Chromosomen äußerlich kundgibt. Die Kontraktion vom Pachytän bis zur 1. meiotischen Metaphase beträgt bis zu  $\frac{1}{10}$  der ursprünglichen Länge (BELLING 1928b, 1931, DARK 1934, SAX & SAX 1935).<sup>2)</sup>

Diese Tatsachen stehen fest. Im einzelnen herrschen Meinungsverschiedenheiten, die sich daraus ergeben, daß die Spirale in den meisten mitotischen Stadien nicht unmittelbar erkennbar ist, und daß verschiedene Behandlungsweisen Bilder liefern, die sich subjektiv verschieden deuten lassen. Der hauptsächliche Streitpunkt ist die Frage, ob je Chromosom (im Sinn von Chromatide = Anaphasechromosom) eine einzige Spirale oder mehrere (zwei oder vier) Spiralen vorhanden sind.

Die Spirale wurde zuerst von BARANETZKY (1880) an den meiotischen Chromosomen von *Tradescantia* (Angiosperme) beobachtet (Abb. 28), dann von CARNOY 1884, JANSSENS 1901, BONNEVIE u. a. auch an mitotischen Chromosomen bei Tieren gesehen (Abb. 29; vgl. auch die Fig. 16 von *Ascaris* bei BUCHNER).

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung „Schraube“ wäre zutreffender; die Ausdrücke „Spirale“ und „Spiralisierung“ sind aber international eingebürgert, so daß sich ihre Beibehaltung empfiehlt.

<sup>2)</sup> Angaben über spiralisierte Pachynemata (z. B. BINDER) beruhen auf irriger Deutung des Chromomerenbaus.



JANSSENS vertrat bereits die Ansicht, daß der Spiralfaden durch die Kernruhe hindurch erhalten bleibt und in der nächsten Prophase als Spirem erscheint: eine Ansicht, die in neuerer Zeit wieder betont wird (DARLINGTONS Reliktspiralen) und als richtig gelten muß.

Für Spiralfaden hat später VEJDOWSKY (1912) den Ausdruck Chromonema geschaffen (= Genonema KOLTZOFF 1934). Der Begriff bezieht sich zunächst auf die Chromosomen voller Ausbildung, die außer der Spirale noch eine umhüllende, in der



Abb. 28. Spiralbau der Chromosomen in der I. meiotischen Teilung von *Tradescantia virginica* nach der Darstellung BARANETSKYS (1880); die Chromosomen wurden in Wasser oder Salzlösung aus der Zelle ausgedrückt: „an den unverletzten Stücken *a*, *f* ist die Spiralfaser nur als einzelner Querstreifen zu erkennen. In *b*, *c* sieht man die Streifen in eine ununterbrochene Spiralfaser sich auflösen; bei *d* ist die Spiralfaser teilweise zu einer geraden Faser ausgezogen; *h* ein langer Kernfaden, dessen weiche Substanz soweit gelockert ist, daß er aus einer dicht gewundenen Spiralfaser allein zu bestehen scheint“.

Telophase „verschwindende“ Substanz, die Matrix oder Grundsubstanz (SHARP) (= Hyalonema KUWADAS, Kalymma HEITZ') besitzen<sup>1)</sup>; im weiteren Sinn wird auch der lange geradegestreckte Faden der meiotischen Prophase samt seiner, allerdings geringfügigen Matrix, also das ganze Chromosom als Chromonema bezeichnet. Der Gegensatz der Bezeichnungen besteht aber wohl nur scheinbar: wenn man mit NEBEL (1932) annimmt, daß das spiralig gestauchte Chromonema nicht in einer „amorphen“ Matrix liegt, sondern diese dem Spiralfaden folgt, gewissermaßen seine äußere Schichte bildet, so besteht auch das Metaphasechromosom nur aus Chromonema, allerdings aus einem so dicht gewundenen Chromonema, daß dessen benachbarte Windungen

sich berühren. Daß diese Vorstellung mehr als eine bloße Annahme ist, ergibt sich aus der wichtigen Tatsache, daß sich somatische Metaphasechromosomen durch Mikrodissektion im Leben

<sup>1)</sup> Der Ausdruck „Matrix“ ist sprachlich irreführend, da es sich nicht um die Bildungssubstanz der Chromosomen handelt; er ist aber eingebürgert.

zu langen, losen Spiralen ausziehen lassen (WADA 1933). Das Ausziehen der Spirale gelingt noch leichter und oft unabsichtlich bei der Präparation der meiotischen Chromosomen, die eine größere Spiralisierung besitzen (schon von BARANETZKY beobachtet, Abb. 28).

Die Literatur über das Thema des Spiralbaus ist sehr groß.<sup>1)</sup> Die Untersuchungen beziehen sich auf den Spiralbau mitotischer und meiotischer Chromosomen der verschiedensten Gruppen des Pflanzen- und Tierreichs: für die Protisten liegt allerdings erst eine Angabe für Cladophoraceen vor (GEITLER 1936).<sup>2)</sup> Es ist aber selbstverständlich, daß es sich um eine wesentliche Baueigentümlichkeit aller Chromosomen handelt. Auch die kleinsten Chromosomen, die den Spiralbau nicht unmittelbar erkennen lassen, zeigen den gleichen mitotischen Zyklus, der nach den an größeren Chromosomen gewonnenen Ergebnissen auf Spiralisierung und Entspiralisierung beruht (an verhältnismäßig kleinen — aber keineswegs den kleinsten — Chromosomen haben den Spiralbau BABCOCK & CLAUSEN und SMITH nachgewiesen).

Der Spiralbau ist mutatis mutandis allgemein in der Meta- und Anaphase der 1. meiotischen Teilung am klarsten ausgeprägt; in somatischen Meta- und Anaphasechromosomen ist er meist nur

<sup>1)</sup> MERRIMAN (1904), SCHNEIDER (1910), VAN HERWERDEN (1910), DEHORNE (1911), BRUNELLI (1911), BUCHNER (1915), WENRICH (1916), MARTENS (1922, 1925, 1928), SANDS (1923), NEWTON (1924), KAUFMANN (1925, 1926, 1931), KUWADA & SUGIMOTO (1926), SAKAMURA (1927), KUWADA (1927, 1935), FUJII (1927), BINDER (1927), MAEDA (1928, 1930), BABCOCK & CLAUSEN (1929), INARIYAMA (1928), SHARP (1929), SHINKE (1929, 1930, 1933), TAYLOR (1931), TUAN (1931), TELEZYNSKI (1930, 1931), DARLINGTON (1929, 1935, 1936, 1937), HUSKINS (1932), HUSKINS & SMITH (1934, 1935), SHIGENAGA (1933), F. H. SMITH (1932), HSU-SIANG (1933), KUWADA & NAKAMURA (1933—1935), RAO (1934), IRIKI (1932), NEBEL (1932—1937), NEBEL & RUTTLE (1935, 1936, 1937), ISHII (1931), HEDAYETULLAH (1931), DE WINIWARTER (1931), MARSHAK (1931), PERRY (1932), LORBEER (1934), KOSHY (1934, 1937), HOARE (1934), JANE (1934), GEITLER (1934b, 1935d, e, 1936), IWATA (1935), GOODSPEED, UBER & AVERY (1935), KATO & IWATA (1935), GREGORY (1935), MATSURA (1935—1937), SHIMAKURA (1935, 1937), STEBBINS (1935), SENN (1935), SAX (1930, 1935, 1936), SAX & SAX (1935), SAX & HUMPHREY (1935), SAX & HUSTED (1936), MAKINO (1936) HAGA (1937), OURA (1937).

<sup>2)</sup> Anm. b. d. Korr. Klaren Spiralbau wies neuerdings PÄTAU (1937a) für einen Dinoflagellaten nach.

indirekt erschließbar. Die auffallende Deutlichkeit der Chromonemaspiralen in der 1. meiotischen Teilung (Abb. 28, 30, 31) hat besondere Gründe: sie beruht darauf, daß das Chromonema doppelt gewunden ist: die zunächst auffallende Spirale ist der ganzen Länge nach aus einer Spirale niedrigerer Ordnung aufgebaut, die in günstigen Fällen unmittelbar gesehen werden kann (Abb. 30*b—d*). Die von BARANETZKY und anderen älteren Beobachtern gesehenen Spiralen sind durchwegs die höherer Ordnung. Die beiden Spiralen kann man mit DARLINGTON als

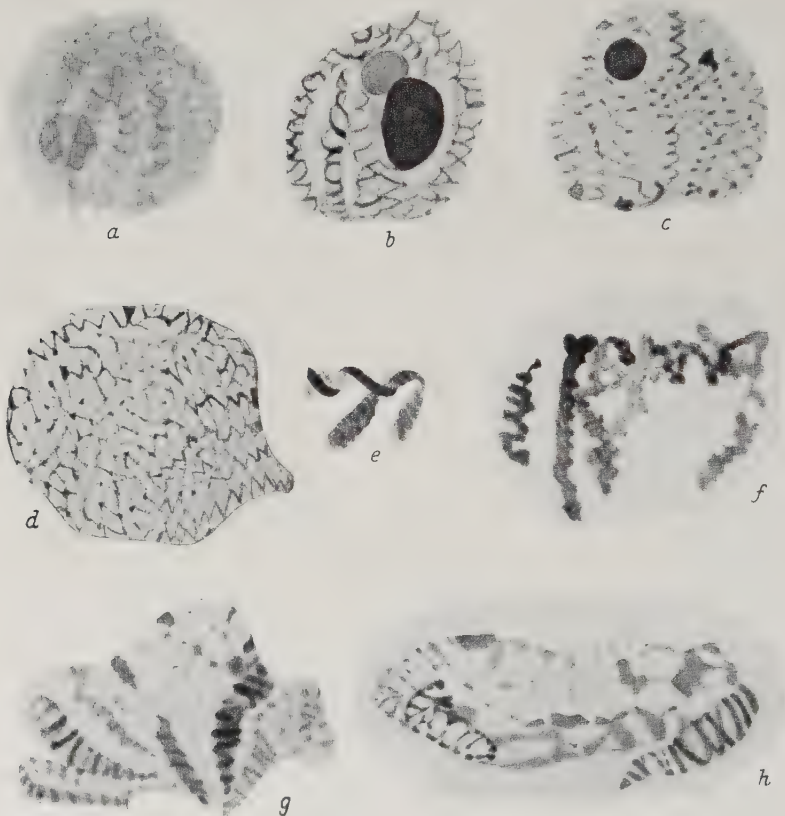
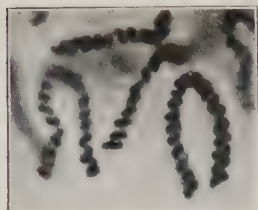
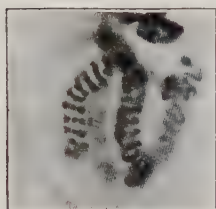


Abb. 29. Spiralbau in somatischen Chromosomen von Pflanzen und Tieren nach der Darstellung BONNEVIES. *a—d* frühe bis sehr späte Telophase aus der Wurzelspitze von *Allium cepa*; *e* Anaphase, *f—h* Telophase aus der Furchung von *Ascaris*. (Flemming.) — Nach BONNEVIE.

Groß- und Kleinspiralen unterscheiden. Diese „spiral within spiral structure“ wurde von FUJII 1927 entdeckt, ihr Vorkommen von ISHII, KUWADA, NAKAMURA, SHINKE, SAX, KATO, GEITLER, IWATA, MATSUURA, DARLINGTON, MAKINO u. a. bestätigt; an manchen Objekten konnte die Kleinspirale noch nicht nachgewiesen werden (HUSKINS & SMITH leugnen ihr Vorhandensein überhaupt).



a



b



c



d

Abb. 30. Spiralbau der meiotischen Chromosomen. a Großspiralen in der I. Metaphase von *Trillium erectum*, zum Teil Wechsel der Windungsrichtung erkennbar. b ebenso von *Trillium kamschaticum*, im Bild links zeigt die Großspirale quere Unterbrechungen, welche die Kleinspirale andeuten. c, d ebenso von *Fritillaria latifolia* und *F. karadughensis*: Groß- und Kleinspirale. — a nach HUSKINS & SMITH (Photo), b nach MATSUURA (Photo), c, d 3000fach, nach DARLINGTON.

Die Kleinspiralen werden besonders deutlich, wenn sie sich in der Telophase auflockern und  $\pm$  abrollen. Dieses Abrollen konnten KUWADA & NAKAMURA (1933) an Metaphasechromosomen durch Behandlung mit Ammoniakdämpfen künstlich hervorrufen; es entstehen dabei aus den Äquatorialplatten Bildungen vom Aussehen der Interkinesekerne (vgl. auch OURA). Das Vorhandensein der Kleinspiralen verrät sich auch in der Doppelbrechung (KUWADA & NAKAMURA 1935): da nach SCHMIDT das Chromatin negativ doppelbrechend ist, muß ein Chromosom in bezug auf seine Längsachse verschieden doppelbrechend sein, je nachdem ob es einfach oder doppelt schraubig gewunden ist; tatsächlich ließen sich bei *Tradescantia* Unterschiede zwischen den Chromosomen der I. meiotischen Teilung und denen der

2. meiotischen Teilung und somatischer Teilungen (in den Staubfadenhaaren) nachweisen: die letzteren sind, wie zu erwarten, einfach gewickelt. Bemerkenswert ist, daß die zur Untersuchung gelangten Chromosomen so fixiert waren, daß der Spiralbau bei gewöhnlicher mikroskopischer Betrachtung überhaupt nicht sichtbar war (vgl. auch NAKAMURA 1937).

Die Bildung der Großspirale ist eine allgemeine Eigentümlichkeit der I. meiotischen Teilung (vgl. weiter unten). Bei Objekten, die nicht unmittelbar deutliche Chromosomentetraden, sondern sog. Gemini bilden (z. B. *Tradescantia*, *Gasteria*), liegen die Groß-

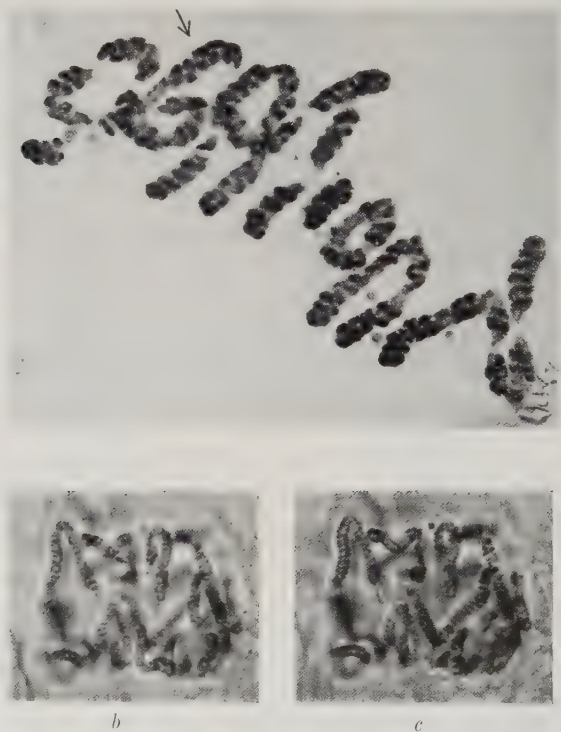


Abb. 31. Chromosomen der I. meiotischen Metaphase (a) und der II. meiotischen Anaphase von *Tradescantia virginica* (b, c die gleiche Teilungsfigur bei verschiedener Einstellung). a Großspiralen sichtbar, die aus den ineinandegeschobenen Großspiralen der beiden Chromatiden bestehen (beim Pfeil ist der Doppelbau sichtbar); Kleinspiralen nicht erkennbar; b, c andersgewickelte, zartere Spirale in den Chromatiden. (Essigkarm.) —

Photo, nach SHINKE.



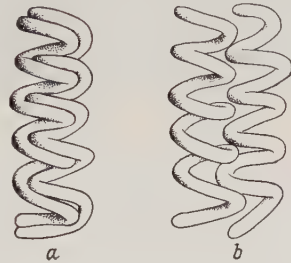
spiralen der Chromatiden einer Dyade seitlich ineinander geschoben, es erscheint dadurch in jeder Dyade eine einzige, entsprechend dicke und auffallende Spirale (Abb. 31, 32a); spätestens unmittelbar vor der Anaphase erfolgt seitliches Auseinandertreten der beiden Chromatidenspiralen (Abb. 32b), wobei jede Dyade der Länge nach doppelt wird (KUWADA 1926, KUWADA & NAKAMURA 1935). Die Chromatidenspiralen selbst lassen in manchen Fällen einen Doppelbau erkennen („tertiary split“, HUSKINS & SMITH), d. h. sie sind bereits für die postmeiotische Teilung längsgespalten; HAGA fand bei der Liliacee *Kinugasa*

Abb. 32.

Schema zu Abb. 31a.

Großspiralen ineinandergeschoben (a) und auseinandergetreten (b). Die Veränderung von a zu b spielt sich zwischen später Pro- und Metaphase der I. meiotischen Teilung und vielleicht auch in somatischen Telophasen ab; Kleinspiralen nicht dargestellt. —

Verändert nach KUWADA & NAKAMURA.



*japonica* in abnormen Fällen ein deutliches Sich-Trennen dieser Halbchromatiden; SHIMAKURA (1937) fand, daß jede Chromatidengroßspirale zwei Kleinspiralen enthält. Damit sind wichtige Anzeichen für den allgemeinen Doppelbau der Chromatiden gegeben (vgl. weiter unten).

Die Großspiralen sind an günstigen Objekten im Leben sichtbar (KUWADA, SAKAMURA u. a.). Nach Fixierung werden sie um so deutlicher, je mehr die oberflächliche Substanz, die Matrix, welche die Windungen umgibt und sie gewissermaßen verklebt, zum Verschwinden gebracht wird. In dieser Richtung wirkt bereits Kochen (SAKAMURA 1927b, Abb. 33), ferner Behandlung mit Alkalien und nachherige Fixierung und Färbung in Essigkarmin (Abb. 31), leichte Austrocknung vor der Fixierung u. a. m. Doch kann der Spiralbau auch an günstigen Objekten, wie *Tradescantia* bis zur völligen Unkenntlichkeit zerstört werden, z. B. durch kochende verdünnte Essigsäure (KAUFMANN 1926, MARSHAK; Abb. 34; vgl. auch LEWITZKY 1931, 1934). Das Wesen dieser Veränderungen besteht darin, daß der Chromosomenkörper vakuolisiert wird; bei geringen Graden der Vakuolisierung

treten die Vakuolen zwischen den Spiralwindungen auf, so daß der eigentliche Bau noch zu ahnen ist (Abb. 34c), bei stärkeren Graden ist er gänzlich verwischt (Abb. 34d). Dies zu beachten ist

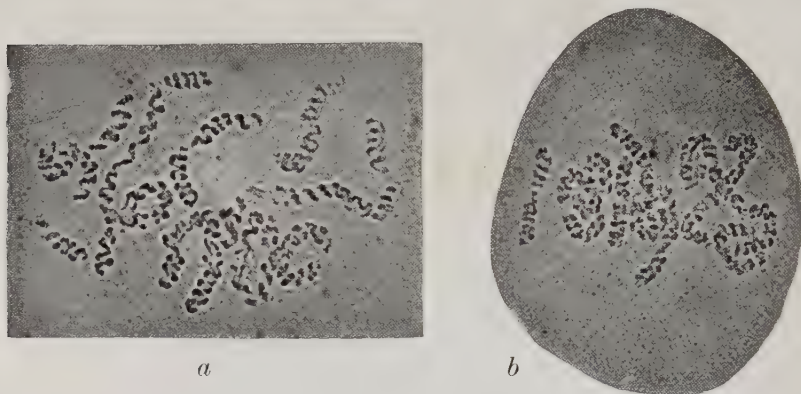


Abb. 33. Großspiralen in den Chromosomen der I. meiotischen Metaphase von *Tradescantia virginica* durch Fixierung in kochendem Wasser deutlich gemacht; stellenweise ist der Doppelbau sichtbar (vgl. Abb. 31a, 32); die Chromosomen von *b* sind stärker verquollen. — Photo nach dem ungefärbten in Wasser liegenden Präparat, etwa 730fach; nach NAKAMURA.

von Wichtigkeit für die Beurteilung des Spiralbaus somatischer Chromosomen, deren einfache Spirale kleiner und im Leben nicht sichtbar ist; falsche Interpretationen auf Grund von Vakuolisierungsbildern (Abb.



Abb. 34. Zerstörungsbilder des Spiralbaus der meiotischen Chromosomen von *Tradescantia virginica* bei Behandlung mit kochendem Essigkarmin. *a* Metaphase, *b*—*d* Anaphase; *e*, *f* analoge Veränderungen durch Vakuolisierung in homöotypischen und somatischen Chromosomen. — Nach GEITLER.

34e, f) sind dann leicht möglich; es scheint, daß die meisten Interpretationen auf solchen oder ähnlichen Veränderungen beruhen (GEITLER 1935e, HEITZ 1935).

Unsichtbarkeit oder schwere Sichtbarkeit der meiotischen Spiralen kann auch auf „zu guter“ Fixierung mit chondriosomen erhal-

tenden Fixierungsmitteln beruhen; in diesem Fall bleibt die gesamte Matrix gleich gut wie das Chromonema erhalten, so daß

das Chromosom homogen aussieht; der Spiralbau ist bestenfalls an den welligen Umrissen der Chromosomen erkennbar. An derart fixierten Chromosomen lassen sich Matrix und Chromonema auch durch Färbung nicht unterscheiden; dies gilt auch für die Nuklealfärbung: beide sind gleich nuklealpositiv (BAUER 1932, ZEIGER). Die oben erwähnten Kunstgriffe zur Sichtbarmachung des Spiralbaus beruhen also auf Artefaktbildung im Sinne einer Verdeutlichung der vitalen Struktur; die Vakuolisierung ist dagegen ein Zerstörungsartefakt. Das Auseinanderhalten dieser beiden Arten von Artefakten ist im Fall der meiotischen Chromosomen leicht; für die mitotischen Chromosomen ist es dagegen schwierig, und es eröffnen sich dadurch, im Verein mit der schwierigen optischen Auflösbarkeit von an der Grenze der Sichtbarkeit liegenden Strukturen, verschiedene Möglichkeiten der Deutung.

Die Tatsache des Vorkommens von Großspiralen ergibt sich aus dem Wesen der Meiose, das darin besteht, daß nur eine Längsspaltung und Aufteilung der Chromatiden erfolgt, aber die Chromosomenpaarung und Trennung der Paarlinge eingeschaltet ist, wodurch gewissermaßen zwei Zellteilungen unter zweimaliger Spindelbildung ineinandergeschoben sind; die Großspiralen sind die Eigenspiralen der Chromosomen der 1. meiotischen Teilung, die aber bereits als Kleinspiralen die Spiralen der Chromosomen der 2. meiotischen Teilung enthalten und daher anders als sonst ausgebildet sind. Die Kleinspiralen der 1. Teilung werden in den gerade gestreckten Großspiralen (= Chromosomen) der 2. Teilung unmittelbar sichtbar (Abb. 31 b, c; SHINKE, SENN).

Im einzelnen finden sich verschiedene Veränderungen der meiotischen Spiralisierung. So können die Großspiralen in der 2. Teilung mehr oder weniger deutlich erhalten bleiben oder umgekehrt sich schon in der 1. Teilung abrollen; zum Teil handelt es sich um arteigentümliche, zum Teil um durch Außenbedingungen beeinflussbare Unterschiede (TUAN, SHINKE 1930, 1934, MATSUURA). Die Art der Wicklung der Großspiralen, d. h. die Weite der Windungen und damit das Längen-Breitenverhältnis der Chromosomen ist deutlich durch Außenbedingungen (Temperatur) veränderbar (MATSUURA 1935, 1937); ähnliche Veränderungen können auch genotypisch bedingt sein (so bei *Matthiola* durch ein Genpaar; LESLEY & FROST).

Es ist möglich, daß die Chromosomen der 2. meiotischen Teilung anders, nämlich größer spiralig gewickelt sind als die somatischen Chromosomen im allgemeinen, obwohl sie ihnen äußerlich morphologisch gleichzusetzen sind; jedenfalls wird in ihnen der Spiralbau deutlicher sichtbar (Abb. 31 *b, c*) als sonst in somatischen Chromosomen. Das gleiche gilt auch für die Chromosomen der postmeiotischen Teilungen (1. und 2. Mitose im männlichen Gametophyten) der Angiospermen: allein in diesen somatischen Chromosomen ist es bisher gelungen,

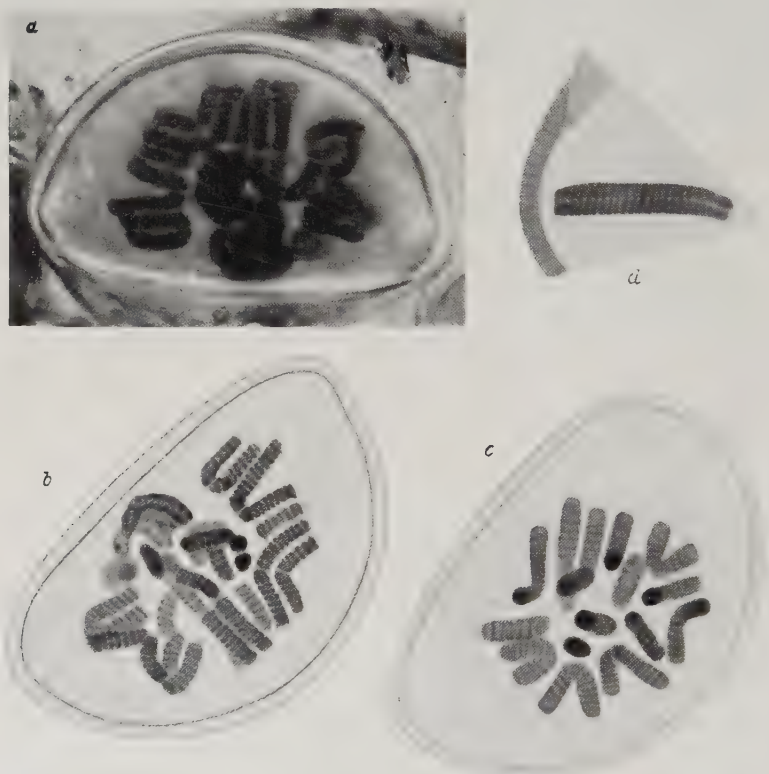


Abb. 35. Spiralbau in den Chromosomen der ersten Teilung im Pollenkorn von Angiospermen. *a—c Allium nutans, d Gasteria depressa* (Liliaceen). *c* Anaphase, die anderen Metaphasen; in *c* ist die typische Struktur kaum erkennbar, die Chromosomen sind stark gequollen. — Ausstrich unter Druck. Essigkarm. (in *d* ist die Pollenwand dazugezeichnet); *a* Photo. — Nach GEITLER.

einen regelmäßigen Spiralbau unmittelbar zu erkennen (Abb. 35, 36; GEITLER 1935d, e, 1937b, UPCOTT 1936a). Da diese Chromosomen bei vielen Objekten äußerlich völlig anderen somatischen Chromosomen gleichen, ist es auch möglich oder sogar wahrscheinlich, daß nur die besonders günstige Präpariermöglichkeit an freien, nicht im Gewebeverband stehenden Zellen die Ursache für die Deutlichkeit des Chromonemas ist. In den Pollenkörnern läßt sich der Spiralbau dadurch sichtbar machen, daß sie vor der Untersuchung in Essigkarmin einem bestimmten

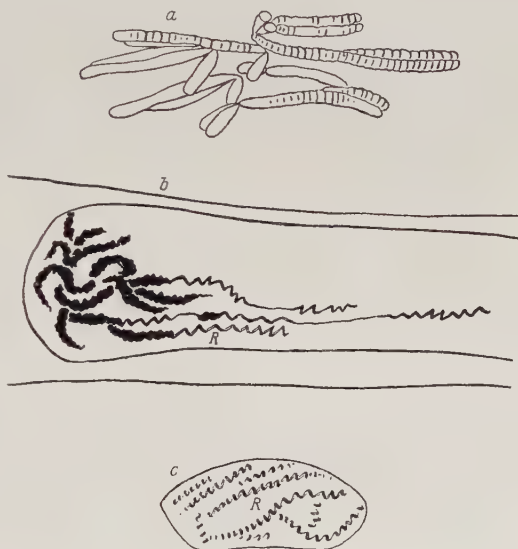
Abb. 36.

Spiralbau der Chromosomen der zweiten Teilung im männlichen Gametophyten der Angiospermen.

*a Tulipa Greigi,*  
*b, c Tulipa montana;*

*a* Metaphase,  
*b* Anaphase —  
die Spiralen künstlich ausgezogen —,  
*c* Telophase.

(Essigkarmin.) —  
1600fach,  
nach UPCOTT.



Druck ausgesetzt werden; dabei zeigen von den vielen Pollenkörnern eines Präparates nur wenige den Spiralbau deutlich (Abb. 35a, b), in anderen ist er eben erkennbar (Abb. 35c), in den meisten gar nicht; es kommt also auf die — zufällige — richtige Dosierung des Druckes und, wie der verschiedene Grad der Aufquellung zeigt, auf das sofortige Eindringen des Essigkarmins an.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Stärkerer und auf Gewebe ausgeübter Druck erzeugt das bekannte „Glasiwerden“ der Chromosomen infolge einer bestimmten Art von Entmischung (BELAR u. a.).



Es ist allerdings auffallend, daß sich die Chromosomen der 1. Pollenkornmitose von *Tradescantia* in ihrer Doppelbrechung wie die doppeltgewickelten Chromosomen der 1. meiotischen Teilung, nicht wie die anderen somatischen Chromosomen verhalten (KUWADA & NAKAMURA 1934/35). Ob daraus zwingend der Schluß auf das Vorhandensein von Kleinspiralen gezogen werden kann, ist wohl noch fraglich. Andererseits sind die Chromosomen der postmeiotischen Teilung mancher Objekte und gerade die von *Allium* auffallend kurz im Vergleich zu den Chromosomen z. B. der Wurzelspitzen, und besitzen nur wenige Windungen (Abb. 35). Dieses Verhalten stünde also im Einklang mit der Annahme, daß die Chromosomen doppelt gewickelt sind. Sicher gilt dies aber nicht für die postmeiotischen Chromosomen anderer Formen (z. B. von *Aloë* und *Paris*), die den gleichen deutlichen Spiralbau aufweisen (Abb. 35d), aber wie die somatischen Chromosomen anderer Gewebe aussehen.

Die wesentlichen Eigentümlichkeiten des Spiralbaus der meiotischen Chromosomen können nach dem oben Gesagten als grundsätzlich geklärt gelten.<sup>1)</sup> Viel schwieriger ist der Bau der somatischen Chromosomen aufzuklären, da sie keine groben Großspiralen enthalten und daher — abgesehen von den erwähnten

<sup>1)</sup> Manche Einzelprobleme sind noch nicht restlos gelöst, so das der Windungsrichtung der Großspiralen (die Kleinspiralen und die Spiralen der somatischen Chromosomen sind zu un deutlich erkennbar, um an ihnen das Problem in Angriff nehmen zu können). Die zum Teil einander widersprechenden Angaben scheinen zu zeigen, daß innerhalb eines Chromosoms und auch innerhalb eines Armes die Windungsrichtung wechseln kann (SAX 1930, TAYLOR 1931, MATSUURA 1935b, HUSKINS & SMITH 1935, IWATA 1935, NEBEL & RUTTLE 1935a). SAX (1936) gibt an, daß die Richtung zu beiden Seiten eines Chiasmas zufällig ist (im Gegensatz zu der Meinung HUSKINS' & SMITHS, SAX' & HUMPHREYS und NEBELS & RUTTLES 1936a, die bestimmte Beziehungen zu den interstitiellen Chiasmata annehmen; DARLINGTON 1935 meint, daß überhaupt kein Wechsel innerhalb eines Armes vorkommt). Es scheint aber, daß allgemein an beliebigen Stellen, also regellos Wechsel der Windungsrichtung vorkommen kann (MATSUURA 1937b). — Hypothetisch bleibt noch die Mechanik der Spiralisierung (KUWADA 1935, 1937, DARLINGTON 1935, 1937); es wird angenommen, daß die Spiralisierung durch eine innerhalb des Chromonemas auftretende Windung und durch Kontraktion der einhüllenden Matrix zustandekommt.

Fällen im männlichen Gametophyten der Angiospermen - - meist homogen oder in verschiedener Weise unregelmäßig aufgeheilt („vakuolisiert“) erscheinen; die Interpretation einer solchen Struktur ist aber zweifelhaft. Diese Schwierigkeiten machen sich besonders bei der Entscheidung der Frage, wieviele Chromonemata je Chromatide vorhanden sind, bzw. wann das Chromonema sich spaltet, bemerkbar. Die ursprüngliche, von BARANETZKY für die meiotischen Chromosomen ausgesprochene Ansicht, daß je Chromatide ein Chromonema vorhanden ist, wurde bald aufgegeben und durch die Meinung ersetzt, daß jede Chromatide zwei Chromonemata enthält, d. h. daß das Chromonema schon für die nächste Mitose gespalten ist; diese Auffassung findet sich andeutungsweise bei BONNEVIE, wurde dann entschieden von DEHORNE vertreten und später durch SHARP, KAUFMANN, TELEZYNSKI u. a. ausgebaut. Eine weitere Steigerung bildet die Ansicht, daß je Chromatide vier Chromonemata vorhanden sind, wie dies GOODSPEED, UBER & AVERY und besonders NEBEL und Mitarbeiter in zahlreichen neuen und neuesten Untersuchungen fanden (zuletzt NEBEL & RUTTLE 1936b, 1937 an Blütenpflanzen und Heuschrecken). Nach dieser Auffassung enthält jedes somatische Metaphasechromosom acht Chromonemata, je vier bilden eine Chromatide, in der je zwei eng-parallel gewunden sind (Abb. 37); in der 1. meiotischen Metaphase enthielte jede Tetrade 16 Chromonemata, während der Leptotänfaden aus vier Chromonemata aufgebaut wäre. Der Ansicht, daß je Chromatide mehr als ein Chromonema vorhanden ist, hat sich die Mehrheit der Forscher angeschlossen; für die Auffassung, daß ein einziges Chromonema vorhanden ist, liegen nur wenige Stimmen vor (SAX 1935, SAX & HUMPHREY, GEITLER 1935c, d, DARLINGTON 1935, 1937, UPCOTT 1936).

Von vornherein ist eine klare Scheidung zwischen Theorie und Empirie vonnöten. Auf Grund der Erkenntnisse an den Riesenchromosomen der Dipteren, die Chromonemabündel darstellen, und auch aus anderen Gründen besteht grundsätzlich die Möglichkeit, daß auch die „gewöhnlichen“ Chromosomen (Chromatiden) mehrere Chromonemata enthalten. Ob es aber wirklich so ist, kann nur durch unmittelbare Beobachtung bewiesen werden. Eben diese ist auch deshalb nötig, weil es nicht a priori selbstverständlich ist, daß derart komplexe Strukturen wie die der Riesenchromosomen beliebig verkleinert existieren

können (Molekülgröße, Oberflächenwirkung usw.).<sup>1)</sup> Es ist zwar sicher, daß z. B. jene Feinstruktur, die in den Riesenchromosomen und zum Teil auch im Pachynema als „letzte“ Chromomeren sichtbar wird oder diesen zugrunde liegt, auch in gewöhnlichen somatischen Chromosomen vorhanden ist; aber in diesen ruft sie keine Chromomerenbildung, d. h. keine diskreten chromatischen Körper hervor; jedoch nicht deshalb, weil die Chromomeren zu klein wären, um gesehen werden zu können; denn auch bei stärkerer Vergrößerung, als sie uns zur Verfügung steht, kämen nicht Chromomeren, sondern die zusammengefloßene gemeinsame Matrix aller Einzelchromomeren zum Vorschein.

Die letzte Instanz ist die unmittelbare Beobachtung, auch dann, wenn man sich bewußt bleibt, daß Beobachtungen nicht Selbstzweck sind, sondern die Grundlage für allgemeine Einsichten abgeben sollen. Die allgemeinen Einsichten, die sich aus dem Bau der Riesenchromosomen und dem genetischen Experiment ergeben, werden aber nicht dadurch vertieft, daß mehrdeutige Beobachtungen, weil sie zu ihnen stimmen, als ihre Stütze angeführt werden (deren sie nicht bedürfen); umgekehrt werden Beobachtungen nicht dadurch gesichert, daß sie sich auf andersartige einwandfreie Feststellungen berufen können.

Im Fall des Spiralbaus der gewöhnlichen Chromosomen handelt es sich um die Feststellung, welche mikroskopisch sichtbaren, natürlichen oder absichtlich artifiziell veränderten Strukturen als gesichert vorhanden gelten können. Das Chromonema ist seinem Wesen nach eine mikroskopisch sichtbare morphologische Struktur; meint man nicht diese, sondern den Genstrang, so wäre ein anderer Ausdruck, etwa Genonema zu verwenden. Im folgenden wird ausschließlich das Chromonema behandelt.

In der meiotischen Metaphase sind allgemein zwei längsgespaltene Chromosomen gepaart. Jede Dyade besteht dementsprechend aus zwei Chromatiden bzw. Großspiralen (die, wie schon erwähnt, ineinanderstecken können, sich aber jedenfalls

---

<sup>1)</sup> Wahrscheinlich ist aber der Vielfachbau der Riesenchromosomen für die hier behandelte Frage überhaupt nicht verwertbar, da es sich offenbar um polyploide Kerne mit somatisch gepaarten ganzen Chromosomen handelt. Verwertbar ist nur die Tatsache, daß jedes Partnerbündel manchmal aus zwei Teilbündeln aufgebaut erscheint (GETTLER, TINIAKOW, FROLOWA, PAINTER & GRIFFEN; vgl. weiter unten und Kap. IV 7).



Abb. 37. Spiralbau der Chromosomen nach der Auffassung NEBELS.  
 a Schema einer somatischen Metaphase: jede Chromatide enthält vier Chromonemata. b—f *Tradescantia reflexa*: b I. Anaphase, c ebenso, stärker vergrößert und etwas schematisiert, d somatische Metaphase, f, e frühe II. Telophase. (Alk. Eisessig, Essigkarmin.) — c, f 3700fach, d 2650fach, b, e 2430fach; nach NEBEL & RUTTLE.

in der Anaphase auseinander lösen, Abb. 32 *a* und *b*). Nach NEBEL u. a. setzt sich jede Großspirale in Wirklichkeit aus vier Großspiralen zusammen, von denen je zwei  $\pm$  eng vereinigt verlaufen (Abb. 37 *b*, *c*). Kleinspiralen, deren Vorhandensein von anderen Autoren sichergestellt ist, lassen sich in diesen Abbildungen nicht erkennen; nur im Text (NEBEL & RUTTLE 1936*b*) werden sie erwähnt und nur in einem Schema (Diagramm 3) dargestellt. Es ist allerdings gar nicht möglich, daß sie in der Größenordnung, die die vier angenommenen Großspiralen besitzen, erkennbar sein könnten. Abb. 37 *b* (wie andere Bilder NEBELS & RUTTLES) zeigt weiter, daß rein geometrisch betrachtet eine Projektion von vier Spiralen (Schrauben) nicht so wie dargestellt aussehen kann: die Abstände zwischen den fast im rechten Winkel zur Chromosomenlängsachse verlaufenden, Teile der Schraubenumgänge darstellenden Querstrukturen sind zu groß, um den Anschluß benachbarter Umgänge zu ermöglichen. Abb. 37 *b* legt vielmehr, unter der selbstverständlichen Voraussetzung, daß die Zeichnung genau ist, den Gedanken nahe, daß eine einzige, allerdings der Länge nach gespaltene, Schraube vorhanden ist. Ebenso läßt sich in die Abb. 37 *e* aus rein geometrischen Gründen nur eine einzige (doppelte) Schraube hineinsehen, deren Weite der Breite des Chromosoms entspricht, nicht aber zwei nebeneinanderlaufende Schrauben, wie in Abb. 37 *f* dargestellt. Die Photos NEBELS & RUTTLES versagen naturgemäß vollständig; sie sind aber insofern wertvoll, als sie dem Beschauer zeigen, in welchem Zustand sich das Beobachtungsmaterial befand und so eine Nachprüfung an eigenen Präparaten ermöglichen. Meine Untersuchungen der gleichen Objekte (*Tradescantia*, *Trillium* und die verwandte *Paris quadrifolia*) zeigten mir, daß sich in derartigen Bildern mit Sicherheit nur eine einzige Großspirale erkennen läßt. Diese ist vielleicht längsgespalten, was sich infolge des Vorhandenseins der Kleinspirale in normalen Chromosomen nicht sicher sehen läßt; das Vorhandensein eines solchen „tertiären Spalts“ folgt aber aus abnormen Meiosen, wo er unter Aufgabe der normalen Wicklungsart der Chromatiden manifest wird (HAGA 1937*b*).

Eine Stütze seiner Auffassung erblickt NEBEL in Röntgenbestrahlungsversuchen (1936*a*): bei Bestrahlung vor der Meiose fehlen in der postmeiotischen Mitose Abschnitte von Chromatiden, während die homologen Abschnitte der Schwesterchroma-



tiden erhalten sind. Es wird daraus geschlossen, daß die Chromatiden der postmeiotischen Teilung bereits in der Prämeiose als Chromonemata vorhanden waren, daß also das Leptonema aus vier Chromonemata aufgebaut sein muß. Die Erscheinung zeigt sich nur in einer geringen Zahl von Fällen und nur bei hoher Strahlendosis; die gegenteiligen Ergebnisse anderer Untersucher (MATHER & STONE 1933, MATHER 1934) werden durch die Verwendung einer zu niedrigen Strahlendosis erklärt. — Falls derartige Versuche beweisend sind — vielleicht handelt es sich um sekundäre Wirkungen auf die erst längere Zeit nach der Bestrahlung manifest werdenden Chromatiden — können sie nur zeigen, daß in den prämeiotischen Chromosomen bereits zwei Teilungen voraus eine diskrete Reaktionsfähigkeit vorhanden ist. Dies wäre von großem Interesse; es folgt daraus aber nicht, daß vier Chromonemata vorhanden sind. Die Beweiskraft derartiger Versuche, wie sie NEBEL angestellt hat, leugnen GUSTAFSSON und KNAPP (in einem Referat, Ber. wiss. Biol. 43, 1937, S. 441); MARQUARDT mahnt zu besonderer Vorsicht.

Der Auffassung NEBELS u. a., die sonst nicht bewiesen erscheint, steht die Annahme nur eines Chromonemas anderer Autoren gegenüber, die durch klare Bilder belegt ist (für die meiotischen Chromosomen besonders SAX & SAX, SAX & HUMPHREY, MATSUURA — Abb. 30*b*, DARLINGTON — Abb. 30*c, d*; für die somatischen GEITLER — Abb. 35, UPCOTT — Abb. 36). Einen Beweis anderer Art und daher von besonderem Gewicht für das Vorhandensein einer einzigen Chromonemaspirale — die längsgespalten sein kann — erbringt WADA durch das Ausziehen der lebenden somatischen Chromosomen von *Tradescantia* mittels einer Nadel zu einer langen Spirale (diese Chromosomen lassen den Spiralbau unmittelbar überhaupt nicht erkennen). Das Ergebnis ist nicht anders deutbar, als daß sie aus einer stark gestauchten Spirale, deren Umgänge sich berühren, bestehen.

Es bleibt zu erörtern, auf Grund welcher Beobachtungen die verbreitete Meinung von der Mehrzahl der Chromonemata in somatischen Chromosomen entstand. Die von NEBEL & RUTTLE herangezogenen Bilder wurden bereits kritisiert. Die Beweisführung anderer Untersucher stützt sich auf ein nach „gewöhnlicher“ oder absichtlich schlechter Fixierung oft wiederkehrendes Aussehen, das sich in der auf Abb. 38 dargestellten Weise deuten läßt (DEHORNE, SHARP 1913, 1920, 1929, KAUFMANN 1925, 1926,

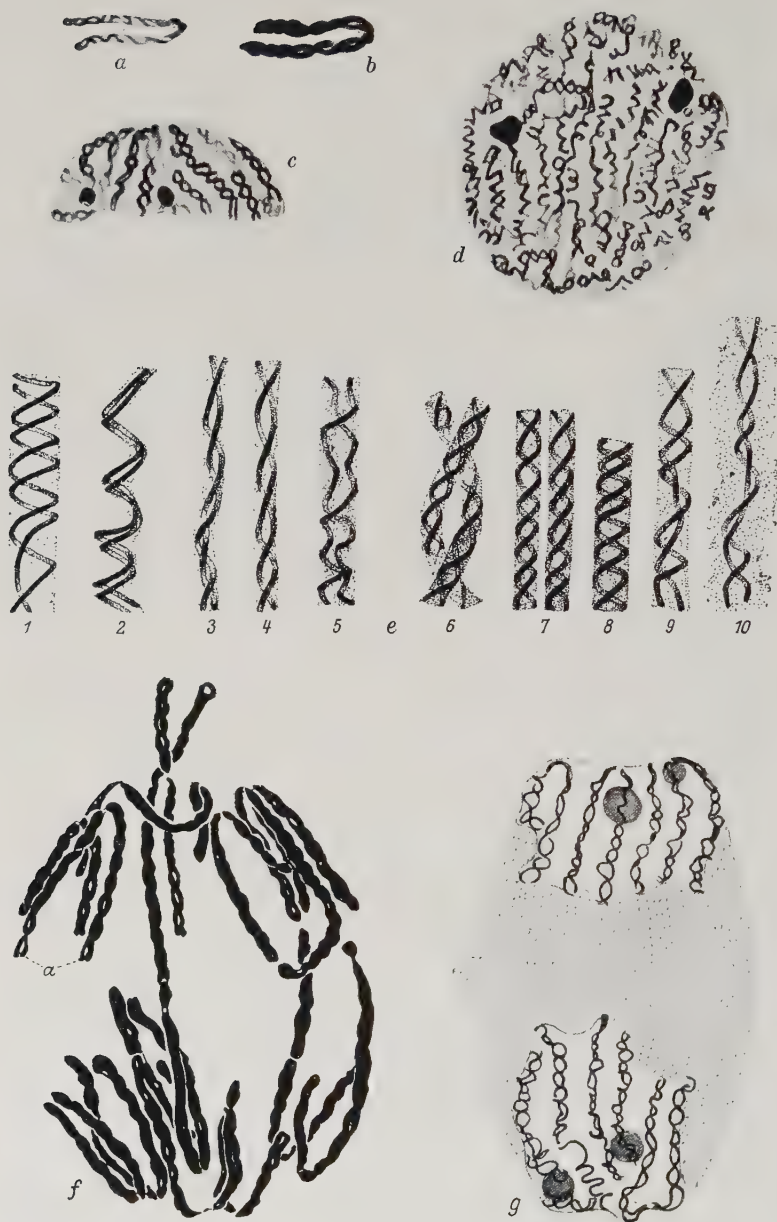


Abb. 38.

1931a, TELEZYNSKI u. a.). Jede Chromatide besteht nach dieser Auffassung aus zwei lose gewickelten, einander überkreuzenden Chromonemaschrauben (Abb. 27b). Da die somatischen Chromosomen im Leben homogen und nach guter (lebensgetreuer) Fixierung ebenfalls homogen oder bestenfalls Chromomerenartig gegliedert aussehen, stellen die Bilder Artefakte dar und es erhebt sich die Frage, ob diese Artefakte eine Vergrößerung oder eine Zerstörung der vitalen Struktur darstellen. Die Frage kann meist nicht durch unmittelbare Beobachtung, sondern nur durch indirekte Schlüsse beantwortet werden; die wenigen Fälle unmittelbarer Beobachtung — Abb. 35, 36 — sprechen jedenfalls eindeutig gegen die Naturtreue der in Frage stehenden Artefakte. Der wichtigste indirekte Gegenbeweis ist die Ausziehbarkeit der lebenden Chromosomen zu einer Spirale (WADA).

Auch die folgenden Überlegungen deuten in die gleiche Richtung. In der Telophase wird durch Auflockerung und Schwund der Matrix der Spiralbau verhältnismäßig deutlich, wobei an günstigen Objekten eine regelmäßig gewickelte Chromonemaschraube erkennbar wird (DARLINGTON 1935); diese überdauert die Kernruhe und ist in der folgenden Prophase als „Reliktspirale“ (DARLINGTON) sichtbar (Abb. 39); in diesem Zustand ist der wirkliche Spiralbau der Chromosomen unmißverständlich erkennbar (Abb. 38d und 40g zeigen das Aussehen bei schlechterer Fixierung). Die Reliktspirale ist bereits längsgespalten (was je nach der Fixierung verschieden deutlich ist). Die Tochtterspiralen können umeinandergewickelt sein (näheres bei DARLINGTON 1935, 1936), sie rollen sich weiterhin ab und gehen so in die  $\pm$  geradegestreckten Metaphasechromosomen über. Während dieser Veränderung wird in ihnen ein neues Spiralchromonema angelegt, das allerdings zunächst nicht erkennbar ist (Abb. 37d zeigt, daß diese Strukturen optisch nicht sicher analysierbar sind); sein Vorhandensein läßt sich aber aus

---

Erklärungen zu Abb. 38

a—d Mitosechromosomen von *Tradescantia pilosa* nach der Auffassung KAUFMANNs: a, b Anaphase, c Telophase, d Interphase und frühe Prophase, e somatischer Chromosomenzyklus nach der Auffassung TELEZYNSKI's: 1—6 frühe bis späte Prophase, 7 Metaphase, 8 Anaphase, 9 Telophase, 10 Interphase. f, g Anaphase- und frühe Telophasechromosomen von *Allium* nach der Darstellung KOSHY's.

der Mechanik der Spiralisierung ableiten (DARLINGTON). Die prophasische neue Spiralisierung ist die Ursache der Verkürzung und Verdickung der Chromosomen; in den Chromosomen voller



Abb. 39. Sehr frühe, frühe und mittlere Prophase der Mitose in einem Staubfadenhaar von *Tradescantia virginica* ( $\text{OsO}_4$ -Dampf, Bouin-Dubosq). — Etwa 1400fach, nach BELAR.

Ausbildung ist eine maximal gestauchte Spirale (Abb. 27a) zu erwarten, während die meisten Bilder lockere Spiralen nach Art von Abb. 27b darstellen.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Es persistieren also nicht die Spiralen als solche. Dies wurde schon von BONNEVIE geäußert, die angibt, „daß eine Identität der

Bei meiotischen Chromosomen, die im Leben, oder bei somatischen, die nach bestimmter Fixierung einen regelmäßigen Spiralbau aufweisen, besteht die Möglichkeit die Artefaktbildung zu studieren. Es zeigt sich dabei, daß sich sehr leicht jenes Aussehen einstellt, das viele Untersucher als zwei lose umeinandergewickelte Spiralen gedeutet haben. Die Veränderung beruht auf einer Art von Vakuolisierung (Abb. 34), wobei aber oft die Vakuolen, wohl aus rein physikalischen Gründen, eine wenig schwankende Größe besitzen und daher eine gewisse Regelmäßigkeit des Aufbaus des Chromosoms vortäuschen. Diese Struktur erinnert an die in der Telophase ablaufenden Veränderungen des Abbaus der Matrix, die bei Fixierung unter dem Bild einer Alveolisation ablaufen. Gerade in diese Telophasebilder wurden vielfach mehrere Chromonemata hineingedeutet. Es ist bemerkenswert, daß in älteren Zeiten diese Struktur richtig geschildert wurde: falsch war allerdings die Deutung, daß die Chromosomen grundsätzlich Alveolenbau besitzen (VAN BENEDEN 1883, 1887, HAECKER 1905, GRÉGOIRE, GRÉGOIRE & WYGAERTS 1904, LUNDEGARDH 1912, DE LITARDIÈRE 1921, TISCHLER 1920, 21, MARTENS 1928). Die anschaulichsten, objektiv richtigen Bilder des Aussehens von Telophasechromosomen bei gewöhnlicher guter Gewebefixierung hat KOERPERICH gegeben (Abb. 40). Die Bilder zeigen, wie leicht sich in solche Chromosomen mehrere lockere Chromonemata hineinsehen lassen, sie zeigen aber auch, wie wenig dies beweist.

Von Interesse ist in diesem Zusammenhang auch die Berechnung, die MULLER (1935) für die Zahl der Windungen im euchromatischen Teil des somatischen X-Chromosoms von *Drosophila melanogaster* durchgeführt hat; unter der Annahme, daß die Verkürzung im Vergleich mit den Riesenchromosomen der Speicheldrüse allein durch Spiralisierung erfolgt, müßten 250 Windungen vorhanden sein. Wie ein Blick auf Abb. 1k zeigt, wären diese Windungen weit unter der Sichtbarkeit. Die Voraussetzungen der Berechnung sind allerdings nicht einwand-

---

Chromosomen verschiedener Mitosen nicht existiert (trotz genetischer Kontinuität, G.), sondern daß jedes Chromosom in einem früher existierenden endogen entstanden ist, um wieder am Ende seines Lebens für die endogene Entstehung eines neuen Chromosoms die Grundlage zu bilden“.



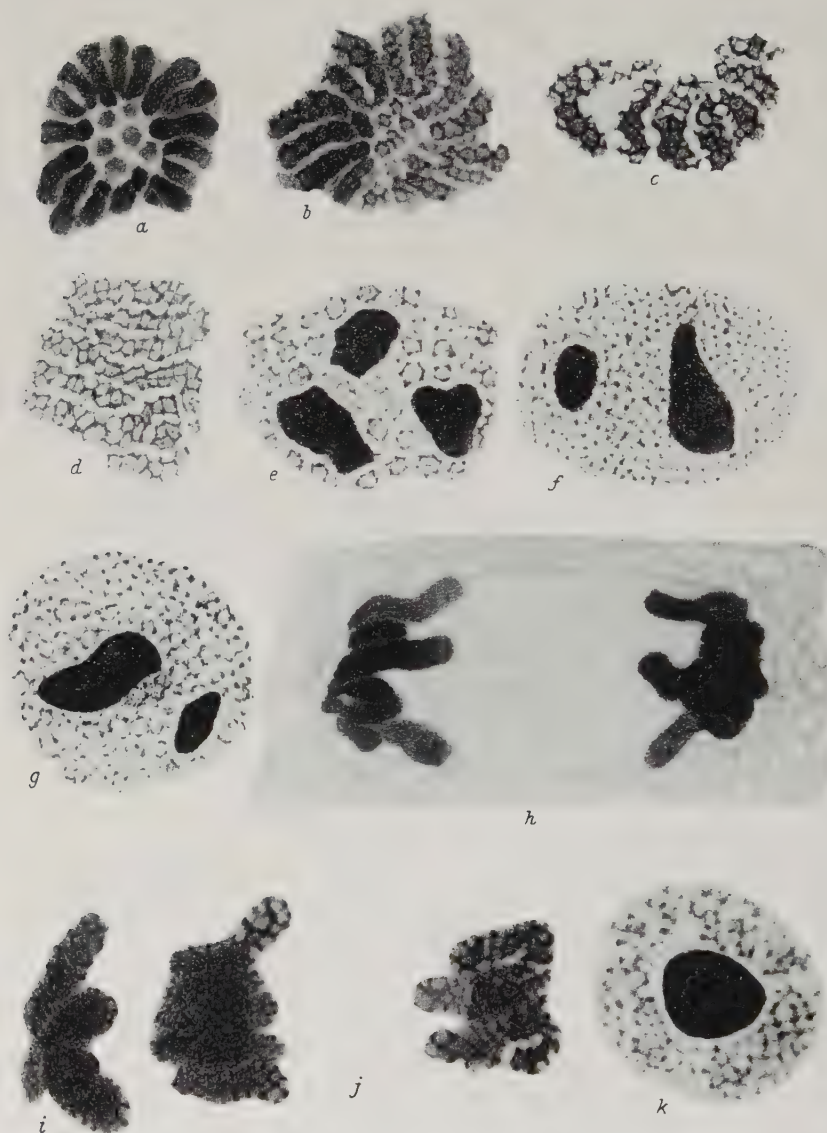


Abb. 40. Pro- und Telophasestrukturen somatischer Chromosomen von Blütenpflanzen: objektiv richtig wiedergegebene Fixierungsbilder. *a—g* *Nothoscordum fragrans*, *h—k* *Eucomis undulata*; *a, h* Anaphase, Chromosomen homogen, *b—e, i, j* frühe bis späte Telophase, *f, k* Interphasekerne, *g* sehr frühe Prophase (entspricht Abb. 39a, ist aber durch die ungünstigere Fixierung aufgelockerter). (Flemming-Benda.) — Nach KOERPERICH.

frei<sup>1)</sup>; doch wären auch nur 25 Windungen nicht mehr sichtbar. Andererseits zeigt eine bloße Schätzung, daß die Chromomeren, die in dem Riesen-X-Chromosom zu mehreren Hunderten vorhanden sind (Abb. 54), eine sehr beträchtliche Zahl von Windungen erfordern, um in den somatischen Chromosomen untergebracht werden zu können.<sup>2)</sup> Man wäre danach fast versucht anzunehmen, daß die in den somatischen Chromosomen manchmal sichtbar werdende Spirale nicht die „letzte“ ist, sondern daß sie ihrerseits aus einer „Kleinspirale“ niedrigerer Größenordnung aufgebaut ist; diese Annahme ist jedoch rein hypothetisch.

Im Zusammenhang mit der Zahl der Chromonemata je Chromatide bleibt noch das Problem der sog. anaphasischen Längsspaltung zu besprechen. Es lassen sich drei Ansichten unterscheiden. Nach der ältesten Annahme sind die anaphasischen Chromatiden ungespalten, die Spaltung tritt erst in der nächsten Prophase oder während der Kernruhe ein (DARLINGTON). Nach der Meinung anderer enthalten die anaphasischen Chromatiden zwei oder sogar vier Chromonemata; in der meistens vorgebrachten Form ist diese Annahme nicht haltbar oder wenigstens nicht bewiesen, wie oben auseinandergesetzt wurde. Schließlich besteht die Auffassung, daß die anaphasischen Chromatiden im ganzen gespalten sind, also aus zwei Halbchromatiden bestehen (mehr oder weniger entschieden vertreten von HEIDENHAIN 1907, FRASER & SNELL 1911, LUNDEGARDH 1912, v. SCHUSTOW 1913, FRASER 1914, DIGBY 1919, CARUTHERS 1921 u. a.). KUWADA (1921, 1926) erklärt demgegenüber den ana- und telophasischen Längsspalt als optische Täuschung. Besonders für die prämeiotische Telophase wurde das Vorhandensein eines Längsspalts von ROBERTSON und McCLUNG (1927, 1928) behauptet (Abb. 41; 41 a zeigt nicht mehr als die Alveolisierungsbilder von Abb. 40). Einen anaphasischen Längsspalt bildet BELAR (1928, Abb. 17 i) für die somatische Mitose von *Allium* ab (die Beobachtung konnte nicht bestätigt werden), und TSCHENZOFF und TANNREUTHER behaupten das gleiche für die Telophase von *Euglena*, KÖHLER-

<sup>1)</sup> Da in den Riesenchromosomen sehr wahrscheinlich Wachstum der Chromonemata erfolgt.

<sup>2)</sup> Sofern nicht ein ganz extrem verschobenes Verhältnis zwischen dem Abstand der Chromomeren und der Breite des Chromonemas angenommen wird.

WIEDER von Peridineen (die Objekte sind optisch ungünstig). Nach TAYLOR (1925) sind die Trabanten von *Gasteria* in der Anaphase gespalten (unsere Abb. 1*w* läßt auch die Deutung zu, daß es sich um einen quergestreckten Trabanten handelt). Zwei Spiralen geben KUWADA & NAKAMURA (1935a) für die Telophase der homöotypischen Teilung an. Ein Anzeichen für einen Doppelbau gibt die Beobachtung von HEITZ (1931a) an den Telophasechromosomen von *Vicia* ab, wo sich je zwei in gleicher Höhe liegende Chromomeren beobachten lassen (Abb. 13*b, c*). Schließ-

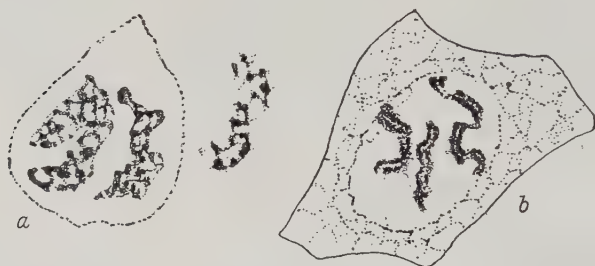


Abb. 41. Doppelbau der prämeiotischen Chromosomen bei Heuschrecken. Frühe (*a*) und späte (*b*) Telophase der letzten spermatogonialen Mitose von *Tettigidea parvipennis* und *Acridium granulatum*; in *a* erscheinen Alveolen, in die zwei Chromonemata hineingesehen werden können, in *b* ist der „telophasische Längsspalt“ dargestellt. — Nach ROBERTSON.

lich sind die Partner in den Schleifenkernen mancher Dipteren der Länge nach doppelt (Abb. 58*a*, GEITLER 1934, TINIAKOW 1936, FROLOWA 1936, PAINTER & GRIFFEN 1937).

Es scheint, daß sich keine der drei Ansichten sicher beweisen läßt. Dafür, daß das ana- oder telophasische Chromonema als Antizipation der nächsten Teilung bereits Doppelbau besitzt oder besitzen kann, sprechen allerdings einige der genannten unmittelbaren Beobachtungen und manche sonstigen Anzeichen, so das Vorhandensein des tertiären Spalts in der Meiose (vgl. HUSKINS und HUSKINS & SMITH, HAGA 1937*b*) bzw. das wahrscheinliche Vorkommen von zwei Kleinspiralen je Großspirale (SHIMAKURA 1927). Jedenfalls kann der Doppelbau kaum in der meist vertretenen Fassung durch Hineindeutung mehrerer Chromonemata in die telophasische „alveolisierten“ Chromosomen gestützt werden. Es ist naheliegender anzunehmen, daß die z. B.

in Abb. 37b, c sichtbar werdende, scheinbar einfache Spirale in Wirklichkeit längsgespalten ist.

Zusammenfassend ist festzustellen: der Spiralbau als solcher ist völlig erwiesen; ob je Chromatide eine Chromonema oder mehrere Chromonemata vorhanden sind, läßt sich noch nicht sicher entscheiden; es ist aber wahrscheinlich, daß jede Chromatide zwei Chromonemata enthält, die zu einer scheinbar einheitlichen Schraube eng aufgewickelt sind; in der 1. meiotischen Teilung ist das Chromonema doppelt gewickelt, d. h. als Kleinspirale vorhanden, die zu einer Großspirale aufgewunden ist.

### 3. Chromomerenbau

Im vorhergehenden Kapitel wurden hauptsächlich die Chromosomen der mittleren Teilungsstadien, also mit maximal gestauchtem Chromonema behandelt. Eine wesentliche Baueigentümlichkeit blieb dabei unberücksichtigt, da sie ihre typische Ausbildung während der Streckung der Chromosomen, also vor allem in der meiotischen Prophase erfährt, in den verkürzten Chromosomen aber fast oder ganz unsichtbar ist.

Im Pachytänstadium sind die Chromosomen lange, dünne (in der Regel gepaarte) Fäden, die der Länge nach nicht homogen sind, sondern eine „perlschnurartige“ Gliederung aufweisen, d. h. aus  $\equiv$  kugeligen, stark färbbaren Gebilden und diese verbindenden, sehr zarten, kaum färbbaren Fäden bestehen (Abb. 42, 43). Die kugeligen Körper, Chromomeren (früher auch Chromiolen) genannt, sind die letzten mikroskopisch sichtbaren Strukturelemente des Chromonemas. Sie wurden in diesem Sinn wohl zuerst von EISEN (1900) in den Spermatocyten des Amphibiums *Batrachoseps* beschrieben und in ihrer Bedeutung verstanden. Ältere Beobachtungen, wie die von PFITZNER (1881; ausführliche Zitate der älteren Literatur bei REUTER), der als Urheber der Chromomerenlehre gilt, beziehen sich vielfach auf Sammelbildungen von Chromomeren (vgl. weiter unten). Die Chromomeren im eigentlichen Sinn („ultimate chromomeres“) wurden an Tieren und Pflanzen eingehend von ALLEN (1905), SCHREINER, WENRICH (1916), GELEI, BELLING (1928, 1931), NEWTON (1927), BELAR (1929a), SCHAFFSTEIN u. a. untersucht (GEITLER 1927 für die Diatomee *Cymbella*).

BELLING konnte zeigen, daß in den pachynematischen Chromosomenpaaren entsprechend ihrem Tetradenbau in gleicher

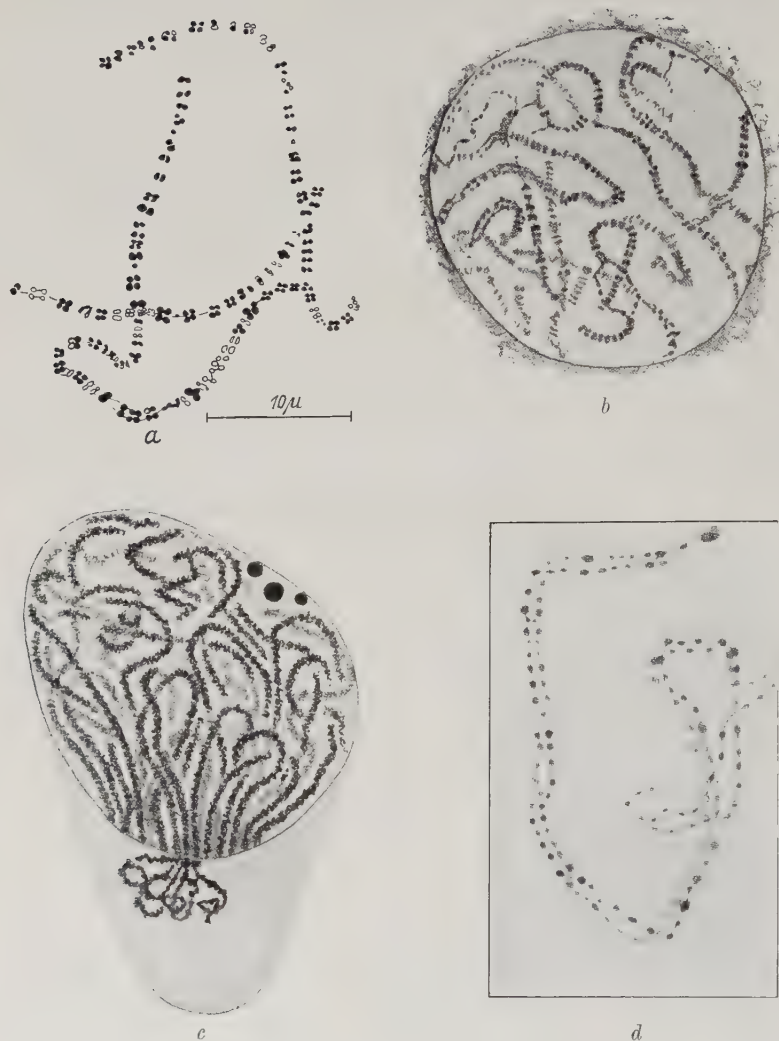


Abb. 42. Chromomerenbau des Pachynemas. *a* Teil eines Pachynemas von *Lilium pardalinum*: vier Reihen von Chromomeren, die Vierergruppen sind in verschiedenen Stellungen zur Bildebene sichtbar. *b* Pachynemakern von *Tulipa Whittalli*: zwei Reihen von Chromomeren erkennbar. *c* *Proteus anguineus* (Amphibium): Chromomeren kaum distinkt erkennbar. *d* *Trillium erectum* (Liliacee): Chromomeren der Partner besonders deutlich erkennbar (vgl. auch Abb. 46). — *a* nach BELLING, *b* nach NEWTON, etwa 1740fach, *c* nach JÖRGENSEN, etwa 1080fach, *d* nach HUSKINS & SMITH.



Höhe jeweils vier (homologe) Chromomeren liegen (Abb. 42a); meist sind allerdings nur zwei erkennbar, da die Schwesterchromomeren infolge ihrer geringen Größe als eine erscheinen (Abb. 42b, 43); bei dichter Lage der Chromomeren kann die Gliederung stark verwischt werden, da offenbar die periphere Substanz benachbarter Chromomeren zusammenfließt (Abb. 42c).<sup>1)</sup>



Abb. 43. Leptonema (a) und Pachynema (b) von *Anthericum* sp. (Liliacee), Chromomerenbau in b deutlich (Essigkarm.). — Nach GEITLER.

Die Chromomeren sind kein Fixierungsprodukt, wie man früher annahm, da sie auch im Leben sichtbar sind (CHAMBERS 1924, BELAR 1928, 1929). Das gleiche ergibt sich auch aus fixierten Präparaten daraus, daß sie bestimmte Größen und Lagen zueinander einnehmen (Abb. 44). Die Chromomeren sind also der

<sup>1)</sup> Diese Substanz kann wohl als Matrix angesehen werden. Ihre Veränderungen in der meiotischen Prophase, die sich besonders bei der tierischen Eireifung auffallend zeigen („Abschmelzung“, „Auflockerung“, „Wollfädchenbildung“ usw., vgl. z. B. RÜCKERT für Selachier, REUTER für Wanzen, und Abb. 19a, b) bedürfen, wie die meisten Probleme der dynamischen Cytologie, weiterer Aufklärung. Je nach der Art der Ausbildung der Matrixsubstanz sind die Chromomeren verschieden gut sichtbar. Eine wesentliche Rolle spielt naturgemäß auch die Fixierung: Mittel, welche die Chromosomenhülle quellen, so Essigkarmin, machen die Chromomeren deutlich sichtbar (Abb. 43.)

letzte Ausdruck einer gesetzmäßigen Längsdifferenzierung der Chromosomen. Sie geben im Gegensatz zu den sie verbindenden Fäden („Fibrillen“ nach HEITZ) positive Nuklealreaktion (SCHAFFSTEIN, CASPERSSON).

In heterochromatischen Abschnitten sind die Chromomeren größer und liegen dichter als in euchromatischen (Abb. 45) (BELLING 1928b, GEITLER 1933, DARLINGTON 1933, 1935a,



Abb. 44. Chromomerenbau. Ein Chromosomenpaar aus dem späten Pachynema 13 verschiedener Individuen von *Phrynotettix magnus* (Orthoptere); die fünf auffallendsten Chromomeren sind durch Ziffern bezeichnet und durch Punktreihen miteinander verbunden. — Etwa 2600fach, nach WENRICH.

JACHIMSKY 1935, KOLLER 1936). BELLING und DARLINGTON meinen, daß in den heterochromatischen Abschnitten eine stärkere Kontraktion erfolgt. Jedenfalls ist die Matrix hier reichlicher entwickelt, wodurch die Oberflächen der Chromomeren sich berühren und vereinigen können (vgl. auch HUTH).

Chromomeren wurden auch in somatischen Chromosomen beobachtet (STRASBURGER 1884, 1888, GUIGNARD 1885, HOLT 1917 u. a.). Sie werden vor allem in der Prophase sichtbar, in der die Chromosomen verhältnismäßig stark gestreckt sind. Auch in der somatischen Telophase können sie erkennbar werden (HEITZ 1931, DEARING) und selbst in Meta- und Anaphasechromosomen kann eine chromomerenartige Gliederung bei bestimmter Behandlung sichtbar werden (Abb. 47, GEITLER 1929, KRETSCHMER 1930 für die Grünalge *Oedogonium*). Die Zahl dieser Metaphasechromomeren ist sehr gering, und auch die höhere Zahl der somatischen prophasischen Chromomeren bleibt weit hinter der in den Pachytänchromosomen vorhandenen zurück. Die

somatischen Chromomeren sind auch relativ zum Chromosomenkörper beträchtlich größer als die meiotischen; es kann sich also nicht um die gleichen Bildungen handeln.

Man bezeichnet die somatischen Chromomeren meist als Sammelchromomeren. Es ist aber nicht anzunehmen, daß diese einfach durch Zusammenrücken entlang des Chromonemas entstehen. Denn das Zusammenrücken von z. B. 100

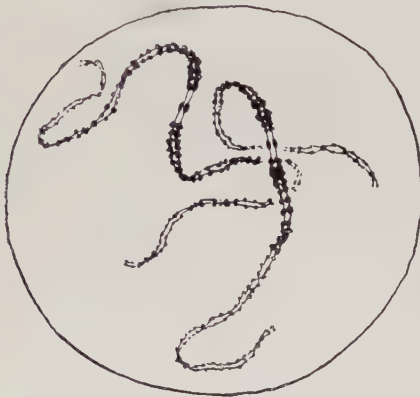


Abb. 45.

Ausbildung der Chromomeren im Heterochromatin. Zwei Chromosomenpaare

aus dem Pachynema von

*Agapanthus umbellatus*;

oberhalb der Bildmitte liegt der Spindelansatz — in ihm

scheinbar eine Chromomere — zu beiden Seiten Heterochromatin mit dickeren und

enger liegenden Chromomeren. —

Nach DARLINGTON.

Pachytänchromomeren würde nicht z. B. 10 große, distinkte somatische Chromomeren ergeben, sondern eine der Länge nach homogene Struktur liefern; dies ist in den späten Stadien der meiotischen Prophase auch tatsächlich der Fall: die Chromomeren werden im Lauf der Spiralisierung allmählich undeutlich und verschwinden schließlich. Besonders die somatischen Metaphasechromomeren lassen sich schwer durch bloßes Zusammenrücken infolge der Spiralisierung verstehen. Jede dieser großen Chromomeren entspricht zweifellos mehreren Spiralwindungen, entlang welcher offenbar auch die Chromomeren benachbarter Windungen sich vereinigt haben. Die großen Zwischenräume zwischen den Chromomeren zeigen, daß diese Vereinigung nicht entlang des ganzen Chromonemas in gleicher Weise erfolgt. Es tritt hierin also eine bestimmte Baueigentümlichkeit der Chromosomen hervor, die im Pachynema nicht sichtbar ist. Möglicherweise ist es die gleiche Eigentümlichkeit, welche sich in den auffallenden Verdickungen und Verdünnungen der Riesen-

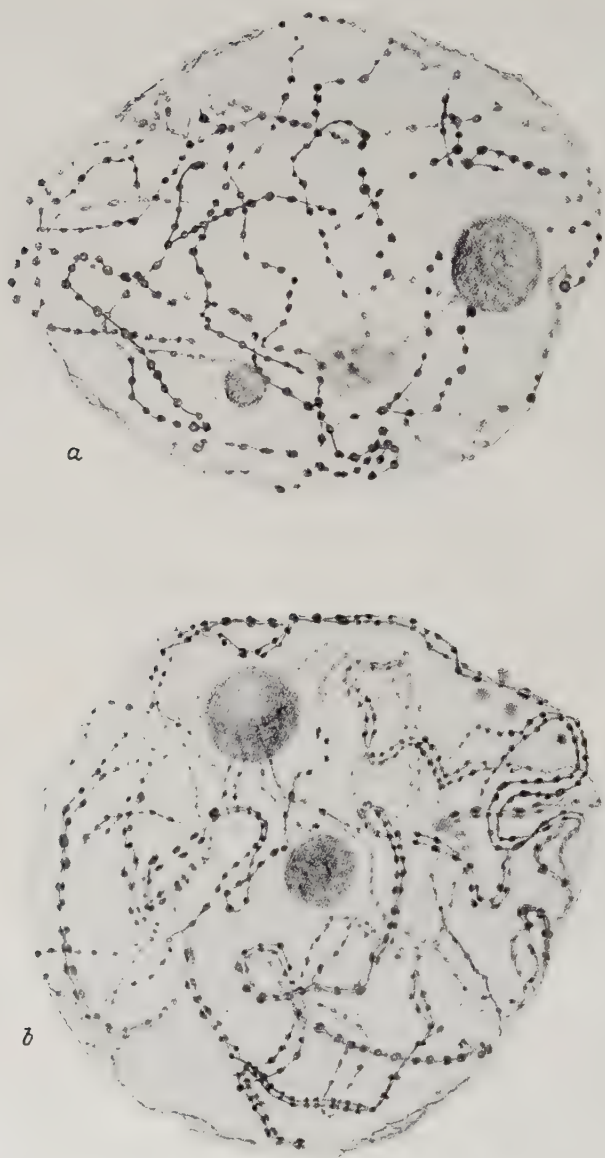
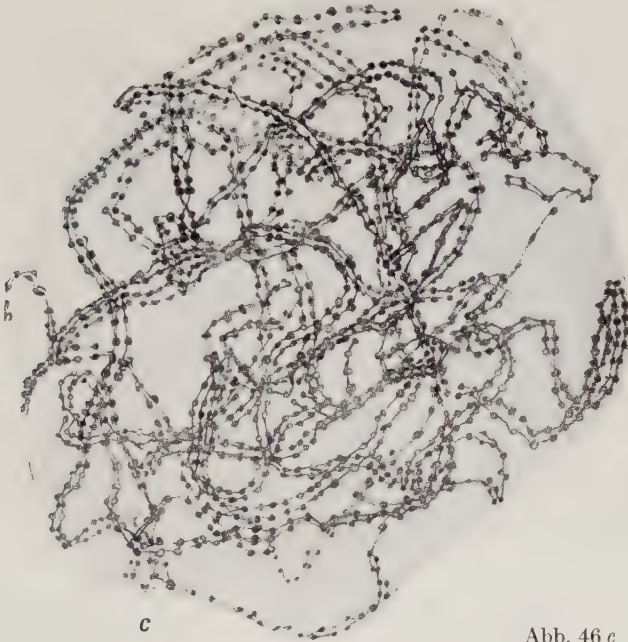


Abb. 46. Chromomerenbau in der meiotischen Prophase von *Trillium erectum* (Liliacee). *a* Leptonema, *b* Zygonema, *c* Pachynema. — 3400fach.  
Nach HUSKINS & SMITH.

chromosomen in den Schleifenkernen der Dipteren ausdrückt (Abb. 54ff.).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß das Chromonema im gestreckten Zustand aus nuklealpositiven Chromomeren und diese verbindenden nuklealnegativen (oder nicht nachweisbar positiv reagierenden) Zwischenfäden besteht. Einschnürungen z. B. der Trabantenfaden, verhalten sich wie die Zwischenfäden.



c

Abb. 46 c

Die Spindelansatzstelle ist, obwohl sie in der meiotischen Prophase oft chromomerenartig aussieht (DARLINGTON 1933, GEITLER 1933, LORBEER 1934) mit HEITZ (1935) nicht als Chromomere zu bezeichnen, da sie abgesehen von ihrer unterschiedlichen Färbbarkeit eine ganz bestimmte Funktion bei der Teilung besitzt, die den eigentlichen Chromomeren nicht zukommt. Sie ist wohl überhaupt in gewissem Sinn als „Unterbrechung“ des Chromonemas aufzufassen (wofür das weitgehende unabhängige Ver-



halten der Arme eines Chromosoms in Ontogenie und Phylogenie spricht).<sup>1)</sup>

Der Chromomerenbau wurde hier für die „gewöhnlichen“ Chromosomen geschildert. An den Riesenchromosomen der Schleifenkerne der Dipteren ist die Möglichkeit gegeben, ihn in allen Einzelheiten weiter zu erforschen (Kapitel IV).

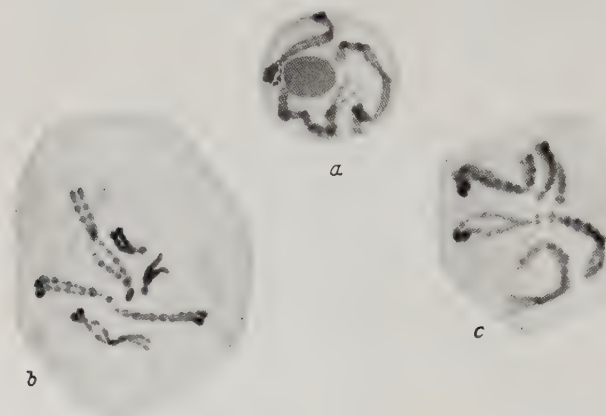


Abb. 47. Chromomerenbau in somatischen Chromosomen. Mitosen aus der Wurzelspitze von *Crepis capillaris*: a Prophase, b, c Metaphasen. (Flemming-Benda.) — Nach GEITLER.

#### 4. Scheidenbau; Zusammenfassung über den Feinbau

An somatischen und mitotischen Chromosomen wurde wiederholt eine bestimmte Differenzierung in der Querrichtung beobachtet; es handelt sich im wesentlichen darum, daß sich eine periphere „Rinde“ oder „Scheide“ von einer zentralen „Achse“ abhebt (BONNEVIE 1908, 1913, v. SCHUSTOW, TAMURA u. a., vgl. weiter unten).

Zweifellos liegen diesem „Scheidenbau“ zweierlei verschiedene Erscheinungen zugrunde. In einem Fall stellt die

<sup>1)</sup> Auf einige neuere, unkritische und schon zur Zeit ihres Erscheinens überholt gewesene Mitteilungen über den Chromomeren- und Chromosomenbau im allgemeinen braucht hier nicht näher eingegangen zu werden, so auf die phantastische Schilderung WASSERMANN'S (S. 70, Abb. 51), die „Gerüstfäden“ ELLENHORN'S (schon von HEITZ und BAUER widerlegt), auf Angaben GEORGEWITSCH u. a. m.

„Achse“ wohl den inneren „Hohlraum“ der Großspirale dar, so bei den meiotischen Chromosomen, die CHAMBERS und BELAR näher untersucht haben; hierbei wurde auch die vitale Sichtbarkeit der Achse beobachtet, der Spiralbau wurde aber nicht erkannt und daher nicht berücksichtigt. Nach entsprechend guter, d. h. lebensgetreuer Fixierung läßt sich die Achse selektiv färben: mit den üblichen Kernfarbstoffen färbt sie sich stärker als die Rinde (d. h. in der hier vertretenen Auffassung die Großspirale) (Abb. 48a, b); sie wurde daher als „chromatische“ Achse von der „achromatischen“ Rinde unterschieden. Bei künstlicher Aufquellung der Chromosomen in hypotonischen Medien und nach-

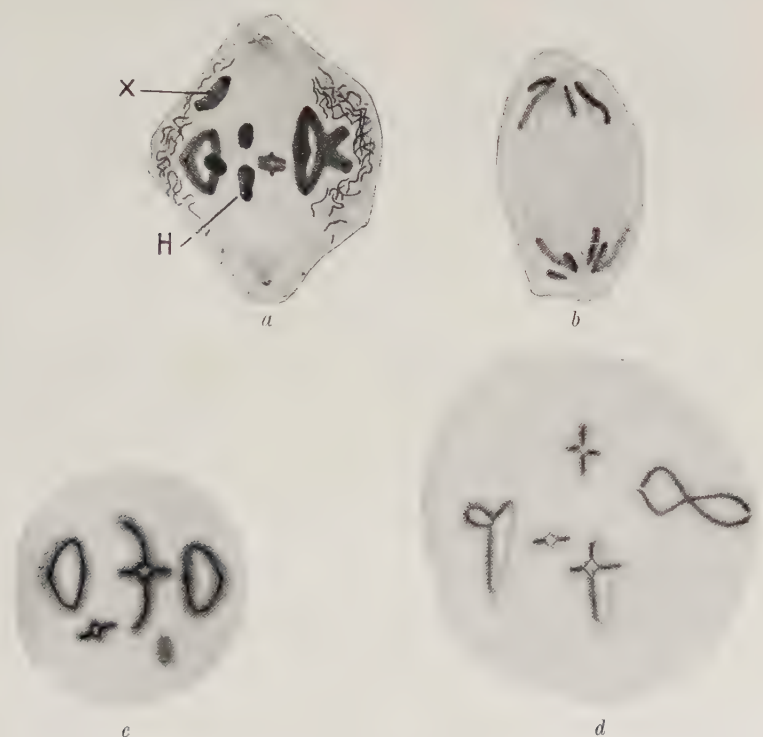


Abb. 48. Achsenbau der meiotischen Chromosomen. a I. Metaphase, b II. Anaphase in den Spermatocyten von *Stenobothrus lineatus* (Orthoptere) (Flemming-Benda). c, d wie a, nach mäßiger und starker Verquellung: 10 Minuten lang mit Ringer-Lösung 0.65 normal behandelt und mit  $\text{OsO}_4$ -Dampf, Flemming fixiert. — a, b etwa 1600fach, c, d etwa 1800fach; nach BELAR.

heriger Fixierung und Färbung werden die beiden Teile besonders deutlich (Abb. 48c, d).

Ein ähnlicher Achsenbau ist bei Behandlung mit kochendem Wasser sichtbar zu machen. NAKAMURA (1934) fand, daß die Außenschicht, die er als Matrix bezeichnet, doppelbrechend ist. Hierdurch wird die Ansicht von NĚMEC (1910) und MILOVIDOV (1932) hinfällig, die meinen, daß sich bei Behandlung mit kochendem Wasser die Chromosomen gänzlich auflösen und daß nur ihre Negative übrigbleiben (vgl. auch KUWADA 1937).

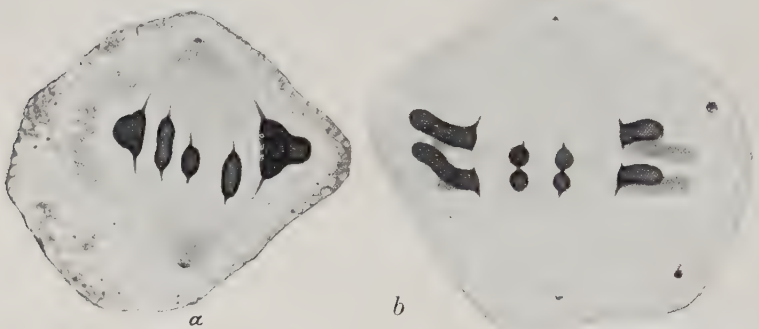


Abb. 49. Rindenbau in schlecht fixierten Zellen. I. meiotische Teilung in den Spermatocyten von *Stenobothrus lineatus* (Orthoptere). (Flemming.) — a 1800fach, b 2050fach, nach BELAR.

Eine andere Art von „Rinde“ zeigt Abb. 49. Hier ist die stärker färbare Außenschicht sehr dünn und die auf Abb. 48 dargestellte Achse ist nicht distinkt erkennbar. BELAR (1929a) nimmt auf Grund von Überlegungen über die Chromosomenbewegung, Entquellungs- und Verquellungsversuchen u. a. m. an, daß die lebenden Chromosomen von einer dünnen Flüssigkeitsschicht umgeben sind, d. h. daß die Matrix an der Peripherie in eine verhältnismäßig dünnflüssige Schicht übergeht. Wohl diese Schicht wird in artifiziell übertriebener Form in Abb. 49 als Rinde sichtbar. BELARS Schema (Abb. 50) zeigt dementsprechend am Längsschnitt des Chromosoms drei konzentrische Zonen, außen die Flüssigkeitsschicht, innen die zarte „Achse“, die nach BELAR am proximalen Pol die sog. Zugfaser bildet, zwischen beiden die Hauptmasse des Chromosomenkörpers, die nach den im Abschnitt 3 geschilderten Tatsachen als Großspirale

anzusehen ist. Alle drei „Zonen“ hat bereits BONNEVIE für *Ascaris* geschildert und abgebildet (1913, Abb. 6, 7).

Die Annahme einer die Zugfaser bildenden Chromosomen-substanz ist noch sehr problematisch. Die Bilder, die dieser Auffassung zugrunde liegen, beruhen auf Beobachtungen an Chromosomentetraden der 1. meiotischen Teilung, die durch Chiasmata zusammengehalten werden und der anaphasischen Trennung einen großen Widerstand entgegensetzen; die naheliegendere Auffassung ist die, daß das Leitkörperchen gegen den Pol gezogen wird und der zwischen ihm und dem restlichen, widerstand-

Abb. 50.

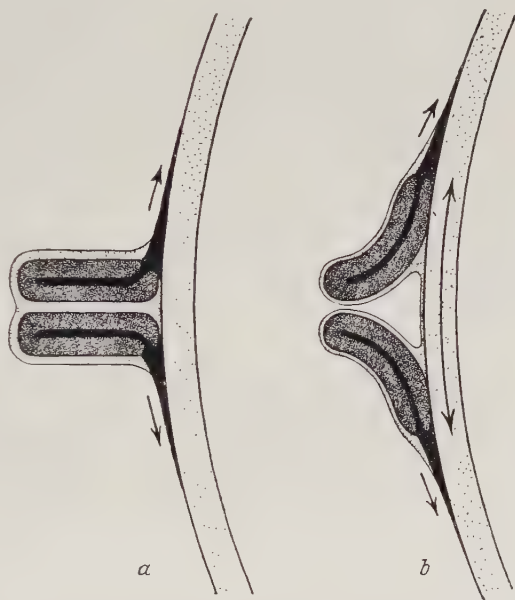
Schema des Achsen- und Rindenbaus der Chromosomen.

a Metaphase,

b Anaphase;

schwarz die Achse, die nach der Vorstellung BELARS die Zugfaser abgibt, hell die periphere Flüssigkeitsschichte; rechts im Bild ein Teil der Spindel. —

Nach BELAR.



leistenden Chromosomenkörper liegende Teil zu einem Faden ausgezogen wird. Diese Überlegung gilt in gewissem Sinn auch für die Beobachtungen CAROTHERS (1936). Nach CAROTHERS bestehen auch die zwischen den Anaphaseplatten vorhandenen (interzonalen) Spindelfasern aus Chromosomensubstanz; wahrscheinlich handelt es sich hierbei um die fadenförmig ausgezogene periphere Flüssigkeitsschichte („Rinde“), welche in der Metaphase die ganze Chromosomentetrade einhüllt (vgl. weiter unten besonders die Angaben ZEIGERS).

Diese zweite Art von Rinde ist es, die von den meisten Untersuchern vor allen an somatischen Chromosomen beobachtet und beschrieben oder hypothetisch als vorhanden angenommen wurde (NĚMEC 1899 (zitiert nach HRUBÝ), LEE 1920, S. NAWASCHIN 1927, YAMAHA 1926, METZ & NONIDEZ 1924, ZIRKLE 1928, 1931, BLUNT 1932, SCHRADER 1932, VOSS 1933, ZEIGER 1934, LEWITZKY u. a.). Dieser Bau läßt sich bei mittulguter Fixierung an großen Chromosomen wohl überall nachweisen; die innerste zarte Achse tritt dabei allerdings meist nicht in Erscheinung, die Chromosomen sehen vielmehr in zwei Zonen differenziert aus, zeigen also eine dünne Außenschichte und einen homogenen oder vakuolisierten inneren Teil (sog. „Hohlzylinderbau“ oder „Markbau“). HRUBÝ hat Chromosomen dieses Erhaltungszustandes im infraroten Licht photographiert, wobei die Rinde deutlich hervortritt (Abb. 51). Infrarotphotographie ist jedoch für die Sichtbarmachung keineswegs nötig, falls die Chromosomen nicht überfärbt sind<sup>1)</sup>, da sich an den mit den gebräuchlichen Kernfarbstoffen als „Hohlzylinder“ fixierten Chromosomen die Rinde stärker als der Innenraum färbt, weshalb manche Autoren von einer „chromatischen Rinde“ im Gegensatz zum „achromatischen Mark“ sprechen (also umgekehrt wie im Fall der eingangs geschilderten „chromatischen“ Achse).

Fixierungsmittel, die das Aussehen im Leben am besten wiedergeben, lassen die somatischen Chromosomen homogen erscheinen.<sup>2)</sup> Offenbar ist die periphere Schichte distinkt nur als übertreibendes Artefakt erkennbar. Umgekehrt ist der Scheidenbau auch nicht an Chromosomen zu erkennen, die mit Mitteln behandelt wurden, welche das Chromonema deutlich hervortreten lassen, da deren Wirkung eben darauf beruht, daß die Matrix, also auch die periphere Schichte, verquillt. LEWITZKY (1931, 1934) konnte zeigen, daß die Chromosomen bei Fixierung in stärkeren Säuren dünner als bei Fixierung mit schwächeren Säuren aussehen; im ersten Fall verschwindet die periphere Hüllsubstanz. Aus derartigen Wirkungen erklärt sich auch die verschieden deutliche Sichtbarkeit des pro- und metaphasischen

---

<sup>1)</sup> In dieser Hinsicht sind HRUBÝs Ausführungen mißverständlich; irrtümlich ist auch seine Darstellung, als ob der Scheidenbau einen Gegensatz zum Spiralbau bilden würde.

<sup>2)</sup> Über naturgetreue Fixierung vgl. BELAR (1928 b).



Teilungsspalts bei verschiedener Fixierung (vgl. auch NĚMEC, SAKAMURA, KUWADA & SAKAMURA, MILOVIDOV 1932, 1936, KUWADA 1937).

Das wechselnde Ergebnis der Fixierung ist von speziellem Interesse für die Auswertung der mit der Nuklealreaktion erzielten Ergebnisse. Lebensgetreu oder annähernd lebensgetreu fixierte Chromosomen geben — wie zu erwarten — im ganzen

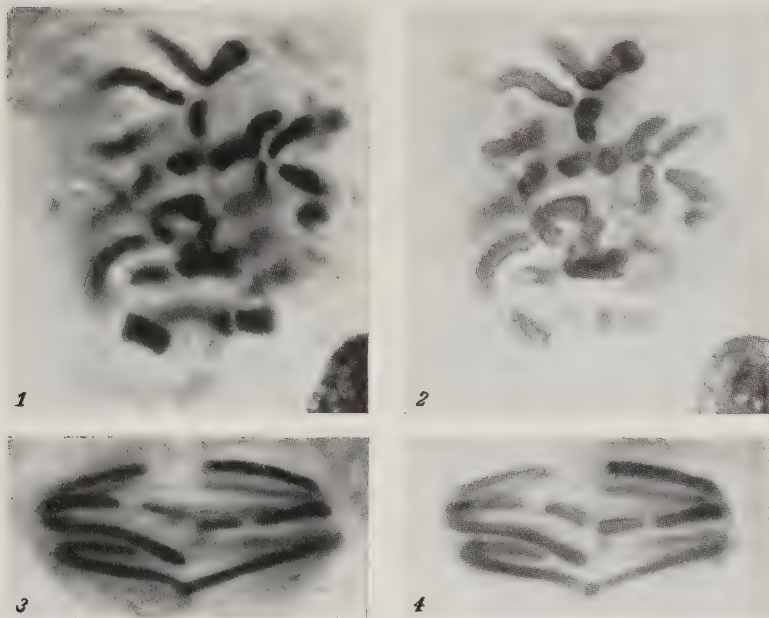


Abb. 51. Photographische Aufnahmen von mit Hämatoxylin stark überfärbten somatischen Chromosomen in gewöhnlichem (links) und infrarotem (rechts) Licht. 1, 2 Metaphase aus der Anthere von *Lilium martagon* („nach der BELLINGSchen Anleitung fixiert“), 3, 4 Anaphase aus der Wurzelspitze von *Vicia faba* („fixiert mit einer NAWASCHINSchen Mischung“). — Nach HRUBÝ.

positive Reaktion, d. h. das Chromonema und die innerhalb und außerhalb von ihm befindliche Matrix verhalten sich gleich (BAUER 1932, HEITZ 1931a, ZEIGER, HUSKINS & SMITH (1935); mit besonderer verfeinerter Methodik CASPERSSON). Von „chromatischer“ und „achromatischer“ Substanz zu sprechen hat also in dieser Hinsicht keinen Sinn. Gegenteilige Angaben lassen sich

unschwer erklären: so erhielten SHINKE & SHIGENAGA (1933) eine distinkte Färbung der Großspiralen offenbar nur deshalb, weil die Matrix verquollen war; daß VOSS und BLUNT eine stärkere Rindenfärbung erzielten, beruht wohl darauf, daß der innere Teil weitgehend verändert (vakuolisiert) war.

An Chromosomen von Salamanderlarven, die bei gewöhnlicher Fixierung den „Hohlzylinderbau“ aufwiesen, konnte ZEIGER mittels gepufferten Methylenblaulösungen gleicher Konzentration, aber von verschiedenem  $p_h$  die Rinde elektiv färben und feststellen, daß die Rinde stärker als der innere Teil elektronegativ geladen ist (isoelektrischer Punkt der Rinde bei  $p_h = 2,5$ ).<sup>1)</sup> Es zeigt sich auch mit dieser Färbung, daß die Chromatiden vor der Anaphase mit ihren Rindenschichten zusammenhängen, also eine gemeinsame Hülle besitzen (wie dies BELAR für die „Flüssigkeitsschichte“ annimmt). Auch FUJII & YASUI färbten die Rinde elektiv und fanden außerdem, daß sie sich vom inneren Teil in der Absorption von Ultraviolett unterscheidet (zitiert nach KUWADA 1937).

Im ganzen läßt sich der Scheiden- oder Achsenbau noch nicht in jeder Hinsicht befriedigend verstehen. Sicher ist aber jedenfalls, daß die unter diesen Schlagwörtern zusammengefaßten Erscheinungen nicht Besonderheiten darstellen, die mit dem Spiralbau (oder Chromomerenbau) in Widerspruch stünden. Es handelt sich vielmehr um die Frage, wie die als Differenzierung in Rinde und Scheide sich zeigenden Strukturen in Beziehung zum Chromonema stehen.

Es läßt sich z. Zt. folgendes, in Einzelheiten noch hypothetisches Bild entwerfen:

Innerhalb und außerhalb von der Chromonemaspirale, die gewissermaßen das Gerippe des Chromosoms bildet, liegt „amorphe“, d. h. nicht zur Spirale im eigentlichen Sinn gehörige Matrixsubstanz; doch liegt die Spirale nicht isoliert in der Grundsubstanz, sondern geht allmählich in sie über, — eben deshalb läßt sich die Spirale nie völlig distinkt erkennen. Nur im Fall der meiotischen Großspiralen ist die Matrix fast ganz an der Spirale „niedergeschlagen“: diese Großspiralen lassen sich daher auch als ganze, spiralig gewundene Chromosomen bezeichnen. Die

<sup>1)</sup> Ähnliche ältere Angaben liegen auch von NEBEL vor.

Möglichkeit, lebende somatische Chromosomen zu einer Spirale ausziehen, zeigt andererseits, daß kein grundsätzlicher Unterschied zwischen meiotischen und somatischen Chromosomen in dieser Hinsicht besteht; der hauptsächliche Unterschied dürfte nur darin liegen, daß die Großspiralen gröber gewickelt sind (was im Wesen der Meiose begründet ist), daß die Chromonemamatrix daher selbständiger bleibt, in den somatischen Chromosomen aber zu einer indistinkten Masse zusammenfließt.

Die außerhalb von der Spirale befindliche Matrixsubstanz unterscheidet sich von der innerhalb befindlichen zumindest physikalisch: die äußere Substanz ist an ihrer Oberfläche vermutlich dünnflüssiger. Ein verschiedener Gehalt an Thymonukleinsäure (Nuklealreaktion) ist nicht nachweisbar. Als „Achse“ erscheint je nach der Präparation bald der innerhalb der Spirale befindliche Teil — so an den meiotischen Chromosomen mit Großspiralen auch im Leben —, bald erscheint der außerhalb befindliche Teil als „Rinde“.

Die Schwierigkeit der Beschreibung des Feinbaus liegt nicht so sehr in der Erkenntnis der einzelnen Bauelemente — denn über die Chromomeren und das Chromonema lassen sich genügend bestimmte und gesicherte Aussagen machen — als vielmehr in der Interpretation der Veränderungen während des Formwechsels, der, abgesehen von der Spiralisierung, von der wechselnden Ausbildung der Matrix beherrscht wird.

Es ist wiederholt der Versuch unternommen worden, den Feinbau der Chromosomen in einem Schema bildlich festzuhalten (z. B. Abb. 38 e). Das zeitgemäße ist in Abb. 52 wiedergegeben. In mancher Hinsicht ist es ungenau oder wahrscheinlich sogar

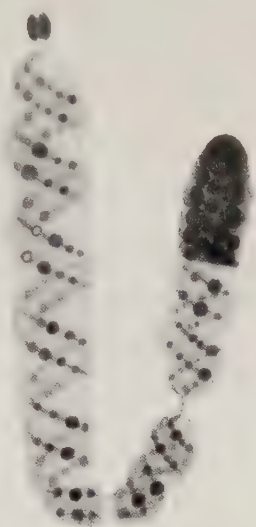


Abb. 52.

Schema des Baus eines somatischen Chromosoms. Unten der Spindelansatz, im rechten Arm eine sekundäre Einschnürung mit großem Armstück, im linken eine sekundäre Einschnürung mit Trabant; der Trabant und der distale Abschnitt des rechten Armes ist heterochromatisch; Spiralchromonema mit Chromomeren. Das Schema ist zum Teil wahrscheinlich unrichtig (vgl. den Text).

— Nach HEITZ.

falsch, wie HEITZ selbst hervorhebt. Die Chromonemaspirale ist als Doppelspirale dargestellt, was wahrscheinlich zutreffend ist; jedoch ist es unbewiesen, daß die Tochterspirlen in der dargestellten Art gewickelt sind. Zumindest in den meiotischen Chromosomen liegen sie in der auf Abb. 32 dargestellten Weise, was schon daraus folgt, daß sie sich als Chromatiden in der 1. meiotischen Meta- oder Anaphase trennen; in der in Abb. 52 sichtbaren Anordnung könnten sie nicht seitlich auseinander-treten, sondern würden ineinanderhängen bleiben.<sup>1)</sup> Das Schema stellt ferner, wenn es für eine somatische Chromatide gelten soll, die Windungen zu lose dar.<sup>2)</sup> Das Heterochromatin wäre wohl besser als Ausbildung der dem Chromonema folgenden Matrix zu zeichnen, seine untere Grenze in der Figur würde somit nicht senkrecht zur Längsachse des Chromosoms, sondern parallel zu einer Schraubenwindung, also geneigt verlaufen. Schließlich ist in dem Schema die ja wohl vorhandene periphere Flüssigkeits-schichte nicht dargestellt. Im großen Ganzen dürfte das Schema aber richtig sein.

<sup>1)</sup> Die Längshälften der Riesenchromosomen der Dipteren sind allerdings umeinandergewickelt (vgl. Kap. IV 3) und ebenso verhalten sich die Reliktspirlen in der Prophase.

<sup>2)</sup> Vgl. auch die — allerdings rein hypothetische — Erörterung über die Möglichkeit, daß die somatischen Spirlen aus Kleinspirlen aufgebaut sind (S. 81).

---

#### 4. Kapitel

### Die Schleifenkerne der Dipteren

#### 1. Einleitung

Seit BALBIANI (1881) in den teilungsunfähigen großen Kernen der Speicheldrüse und anderer Organe der *Chironomus*-Larve auffallende spiremartige Chromatinfäden entdeckt hatte, wurden diese Strukturen wiederholt an verschiedenen Gattungen und Arten nachuntersucht (ALVERDES 1913, TÄNZER 1922, DAWYDOW 1930), wobei manche Besonderheiten beobachtet und verschiedene Vermutungen ausgesprochen wurden, ohne daß aber eine allgemeine Klärung erzielt wurde. KOSTOFF (1930) legte besonderes Gewicht auf die, schon von den älteren Beobachtern festgestellte Tatsache, daß die Spiremfäden eine deutliche Quergliederung besitzen, d. h. aus stärker färbbaren Scheiben und schwächer färbbaren Zwischenstücken aufgebaut sind; die stark färbbaren Scheiben betrachtete er als Genbehälter und erblickte in der Quergliederung einen sichtbaren Ausdruck der linearen Anordnung der Gene.

Erst HEITZ & BAUER (1933) erbrachten an *Bibio hortulanus* den Beweis, daß die Schleifenkerne riesenhaft vergrößerte Chromosomen<sup>1)</sup> von pachynematischem Bau enthalten, durch die Feststellungen, daß kein geschlossener Spiremfaden vorliegt, sondern daß mehrere „Kernschleifen“ vorhanden sind, deren Anzahl und äußere Morphologie mit der der mitotischen Chromosomen übereinstimmt, daß die Querscheiben konstante Größe und Lage besitzen und daß in eine „Schleife“ (Chromosom III) ein Nukleolus eingeschaltet ist (Abb. 53) (Besprechung der älteren Literatur, soweit von Interesse, bei HEITZ & BAUER).

<sup>1)</sup> Infolge der bei den Dipteren vorhandenen somatischen Paarung eigentlich Chromosomenpaare (vgl. weiter unten).



Fast gleichzeitig und unabhängig von HEITZ & BAUER fanden PAINTER (1933) an *Drosophila* und KING & BEAMS (1934) an *Chironomus* die gleiche Gesetzmäßigkeit; ich selbst (1934) konnte für *Simulium* — noch ohne Kenntnis der Untersuchungen PAINTERS und KINGS & BEAMS' — die Angaben von HEITZ & BAUER bestätigen. Von Anfang an war es klar, daß diese Riesenchromosomen in ihrem Feinbau den Pachytänchromosomen entsprechen, d. h. in gestrecktem Zustand Chromomerenbau aufweisen; in diesem Sinn konnten PAINTER (1934) und besonders BRIDGES

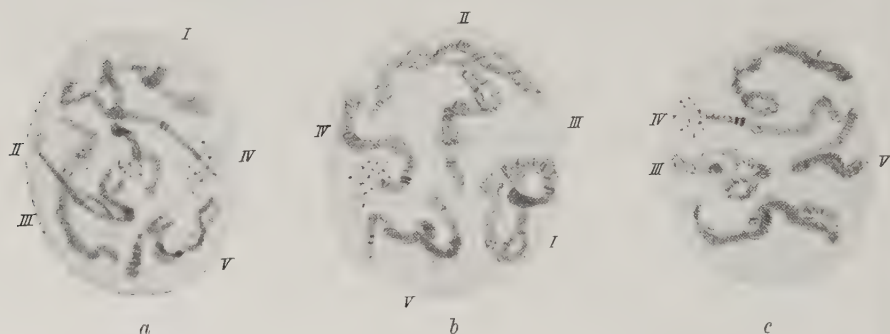


Abb. 53. Schleifenkerne aus einem Malpighischen Gefäß von *Bibio hortulanus* (Gartenhaarmücke).

a—c drei Schleifenkerne mit je fünf „Schleifen“ — Chromosomenpaaren; in das Chromosom III ist der Nukleolus eingeschaltet; einige Chromosomenenden sind bäumchenförmig aufgelockert. d somatische Prophase mit den 10 gepaarten Chromosomen (stärker vergrößert!). — a—c 450 fach, d 2240 fach, nach HEITZ & BAUER.



(1935) „Chromosomenkarten“ entwerfen (Abb. 54). Das wohl einzigartig günstige Zusammentreffen, daß bei dem genetisch am besten erforschten Organismus, *Drosophila*, Chromosomen vorkommen, die dank ihrer Riesengröße und gestreckten Ausbildung einen unmittelbaren Einblick in die feinsten Baueigentümlichkeiten ermöglichen, wurde besonders von PAINTER zielbewußt ausgenützt (1933, 1934 und später). Seither ist die Zahl der Untersuchungen begreiflicherweise lawinenartig angewachsen; zum Teil allerdings deshalb, weil vielfach überstürzte Deutungen veröffentlicht wurden, bevor gesicherte Beobachtungen vorlagen; so lassen manche amerikanischen Veröffentlichungen den Eindruck aufkommen, daß es sich eher um eine Art von Wettrennen als

um die besonnene Förderung der Erkenntnis handelt. Die Schriftenliste gewährt einen aufschlußreichen Einblick.<sup>1)</sup>

## 2. Allgemeines

Die Chromosomen der Schleifenkerne besitzen im Vergleich mit den mitotischen Chromosomen stark gesteigerte Größe; bei *Drosophila* beträgt der Längenunterschied rund 100:1 (PÄTAU, BAUER, nach unveröffentlichten Messungen); BUCK

1) DUBININ (1934), DUBININ, SOKOLOW, TINIAKOW, SACHAROW (1935), HEITZ (1934, 1935), KOLTZOFF (1934), METZ (1935, 1936), METZ & GAY (1934a, b), BAUER (1935, 1936), CASPERSSON (1935, 1936), DOBZHANSKY (1935, 1937), DOBZHANSKY & TAN, MORGAN, BRIDGES & SCHULTZ (1934), MULLER & PROKOFJEWA (1934, 1935), MULLER (1935), MULLER & GERSHENSON (1935), MULLER, PROKOFJEWA & RAFFEL (1935), DOYLE & METZ (1935a, b), MACKENSEN (1935), ELLENHORN, PROKOFJEWA & MULLER (1935), HELLSTRÖM, BURSTRÖM & EULER (1935), KIKKAWA (1935), KOLLER (1935), PÄTAU (1935), PAINTER (1935), PAINTER & STONE (1935), SINOTÓ & YUASA (1935), TAN (1935), YASUI (1935), HERTWIG (1935), NEBEL (1935), PROKOWJEWA (1935c, d, 1937), WRINCH (1935, 1936), OFFERMANN (1936), DEMEREC & HOOVER (1936), HUGHES (1936), BERGER (1936), EMMENS (1936, 1937), TINIAKOW (1936), CASPERSSON (1936), FROLOWA (1936, 1937), ULLRICH (1936), BUCK (1937).

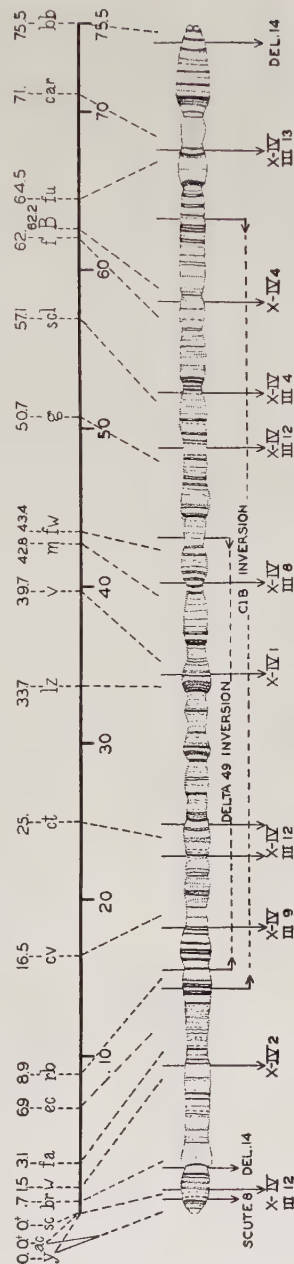


Abb. 54. Das X-Chromosom aus einem Schleifenkern der Speicheldrüse von *Drosophila melanogaster*, halbschematisch; oben die genetische Karte des Chromosoms. — Nach PAINTER.

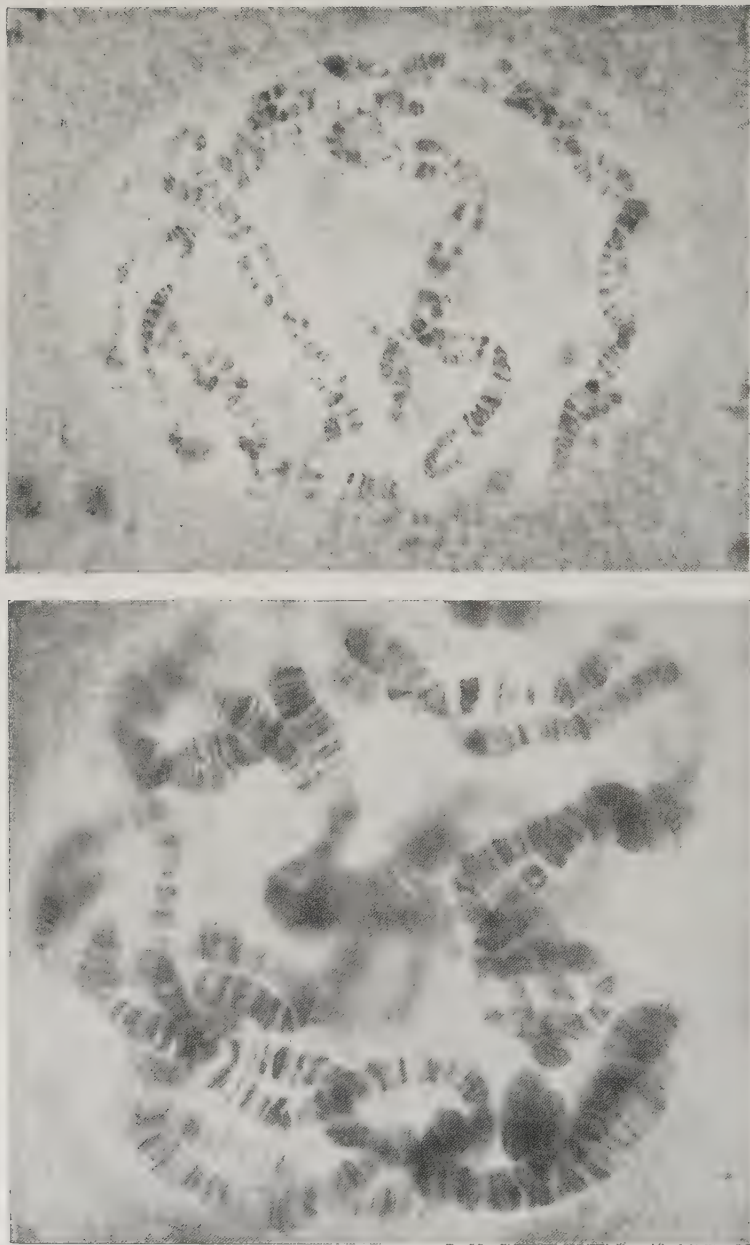


Abb. 55.

gibt für *Sciara* ein Verhältnis von 80 : 1 an. Das längste Chromosom (III) der giant-Rasse von *Drosophila melanogaster* besitzt nach BRIDGES — allerdings in einem durch die Präparation gedehnten Zustand — eine Länge von  $485\ \mu$ . HEITZ (1934) gibt für *Drosophila virilis* eine Länge von  $150\text{--}170\ \mu$  bei einer Breite von  $5\ \mu$  an. Die Chromosomen von *Drosophila* sind für die Untersuchung mancher Feinheiten des Aufbaus nicht so geeignet wie die mancher Chironomiden, die BAUER untersucht hat; bei *Cryptochironomus* kommen Chromosomen vor, die bei einer Breite von  $20\text{--}25\ \mu$  eine Länge von  $275\ \mu$  erreichen, bei *Chironomus Thummi* sind die  $10\text{--}12\ \mu$  breiten Chromosomen bis  $165\ \mu$  lang.<sup>1)</sup>

Die Riesenchromosomen liegen infolge Raummangels im Kernraum  $\pm$  verknäuelte, wie dies ja auch beim Pachynema der Fall ist (Abb. 53, 55, 56). Durch Druck auf die in Essigkarmin präparierten Kerne lassen sie sich ausquetschen und in ihrer ganzen Länge beobachten (Abb. 57). Bei den meisten Objekten sind sie schon im Leben mit allen wesentlichen Baueigentümlichkeiten sichtbar; vor allem zeigen sie auch den Chromomerenbau deutlich, da die Querscheiben stärker lichtbrechend sind (Abb. 56). Bei *Sciara* sind die Lichtbrechungsverhältnisse weniger günstig, der Aufbau der Chromosomen ist daher im Leben nicht erkennbar, bzw. wird erst bei Entquellung in hypertonischen Medien deutlich (DOYLE & METZ 1935).

<sup>1)</sup> Die Längen der Riesenchromosomen sind mit denen der mitotischen Chromosomen nicht genau vergleichbar, da die heterochromatischen Abschnitte keine proportionale Verlängerung zeigen (vgl. Abschnitt 5); daraus erklärt sich auch der niedrige, von HEITZ für *Drosophila virilis* angegebene Wert, da bei dieser Art ungefähr die Hälfte aller Chromosomen heterochromatisch ist.

---

Erklärungen zu Abb. 55

Schleifenkerne aus der Speicheldrüse von *Simulium* sp.

Oben: Kleinerer flacher Kern, an dem die lockere Paarung und spirale Umschlingung der Partner besonders deutlich ist.

Unten: Kern maximaler Größe. An den in gleicher Höhe liegenden Teilen der Partner ist die korrespondierende Struktur zu erkennen; man sieht verschieden breite Chromomerenaggregate und ihre verschiedene Ausbildung; an manchen Stellen sind Einzelchromomeren und Heterochromomeren (BAUER) zu erkennen. —

Essigkarm., Photo, etwa 900fach; nach GEITLER.

Nach bestimmten Eigentümlichkeiten lassen sich einige Typen der Schleifenkerne unterscheiden, die jedoch durch alle Übergänge miteinander verbunden sind und nur unwesentliche Abänderungen des grundsätzlichen gleichen Bauprinzipis darstellen. Eine der Verschiedenheiten besteht in dem Grad der Paarung der homologen Chromosomen. Die sogenannte so-

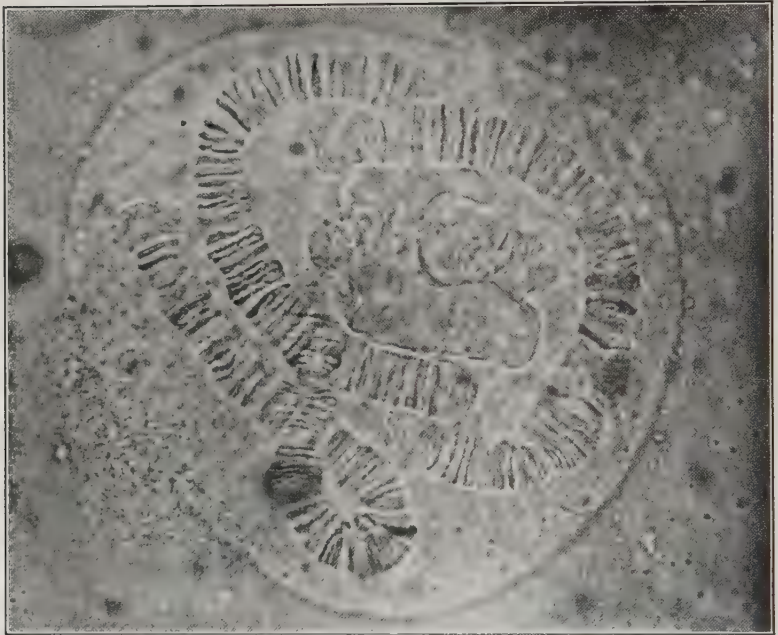


Abb. 56. Schleifenkern aus der Speicheldrüse von *Chironomus Thummi* im Leben aufgenommen (Drüse in Paraffinöl). Man sieht die völlig gepaarten Riesenchromosomen mit ihren scheibenförmigen Chromomerenaggregaten; rechts oberhalb der Mitte das kleinste Chromosom mit eingeschaltetem Nukleolus. — Photo, etwa 635fach, nach BAUER.

matische Paarung, die eine — in Abschnitt 7 weiter erklärte — allgemeine Eigentümlichkeit der Dipteren ist, besteht darin, daß die homologen Chromosomen in den somatischen Mitosen beisammen liegen. In der frühen Prophase ist die Vereinigung so eng, daß einheitlich aussehende Chromosomen in haploider Zahl auftreten; während der späten Prophase wird der Doppelbau deutlicher (Abb. 53d), während der Metaphase liegen die Partner



zwar getrennt, aber noch nebeneinander (Abb. 1k, 4). In den Schleifenkernen kann die Paarung so eng durchgeführt sein, daß die Riesenchromosomenpaare einheitlich oder abgesehen von kleinen Abschnitten einheitlich gebaut erscheinen. So verhalten sich *Drosophila*, *Chironomus Thummi*, *Sciara* und die meisten Dipteren (Abb. 4, 54, 56, 57). Allerdings gilt dies nur für die



Abb. 57. Die vier Riesenchromosomen(paare) aus einem Kern wie auf Abb. 56 dargestellt, in Karminessigsäure ausgequetscht. Jedes Chromosom besitzt charakteristische Chromomerenstruktur; ungefähr in der Mitte je eine Verdickung (Pfeile!), in der vielleicht der Spindelansatz liegt; rechts das kürzeste, nukleolentragende Chromosom (vgl. Abb. 56). — Karminessigsäure, Chromsäureformol, Feulgen; etwa 350fach; nach BAUER.

Kerne alter Larven; in der Jugend ist die Paarung noch unvollständig (FROLOWA 1937, PAINTER & GRIFFEN, BUCK). Bei *Chironomus plumosus* fehlt die enge Paarung häufig im kürzesten (IV.) Chromosom und auch in längeren Abschnitten der anderen Chromosomen (BAUER 1936). Bei *Simulium* sind die Partner nur an einzelnen, Chiasmaartigen Punkten verbunden, zwischen ihnen laufen sie völlig getrennt (GEITLER 1934a, BAUER 1935; Abb. 55, 58)<sup>1)</sup>; ob diese Paarungsstellen bestimmte Lage be-

<sup>1)</sup> DARLINGTON (1937, S. 177) gibt irrtümlicherweise *Drosophila simulans* statt *Simulium* an.

sitzen — was wahrscheinlich ist —, bleibt noch zu untersuchen. Schließlich ist bei *Trichotanypus pectinatus* überhaupt keine enge Verbindung, sondern nur eine lose Umeinanderschlingung ausgebildet (BAUER 1936).

Die verschiedenen Grade der Paarung lassen sich z. Zt. nicht näher erklären. Sicher ist, daß das teilweise oder völlige Ausbleiben der engen Paarung — von amerikanischen Autoren als „synapsis“ von dem „pairing“ = bloßes Beisammenliegen bzw. Umwinden unterschieden — arteigentümlich ist und nicht auf Heterozygotie, d. h. nicht-homologer Struktur beruht. Im Gegenteil läßt sich feststellen, daß die in gleicher Höhe (in gleichem

Abb. 58. Abschnitte von Riesenchromosomen aus der Speicheldrüse von *Simulium* sp. (vgl. Abb. 55).



*a* die beiden Partner, an einer Stelle chiasmaartig vereinigt; der eine Partner (links unten) läßt seinen Doppelbau erkennen: er besteht aus zwei umeinandergeschlungenen Längshälften.

*b* chiasmaartige Verbindung, an der Vereinigungsstelle rechts der Doppelbau erkennbar. Die Einzelchromomeren sind nur in den zarteren Aggregaten dargestellt. — Essigkarm., etwa 1000fach; nach GEITLER.

Abstand vom Chromosomenende) liegenden Querstrukturen, die den meiotischen Chromomeren entsprechen, in eng wie lose gepaarten Abschnitten identisch sind.

Ausbleiben der arteigentümlichen Paarung an Abschnitten, die nicht homolog sind und verschiedenen Chromomerenbau besitzen, kommt dagegen tatsächlich in Artbastarden vor (Abb. 59*b*); ebenso unterbleibt die enge Paarung entlang von invertierten Abschnitten (Abb. 59*a*; PÄTAU 1935, TAN 1935*b*, DOBZHANSKY & TAN 1936), vgl. Abschnitt 6).

Wie der verschiedene Grad der Homologenpaarung, so ist auch eine andere Erscheinung, nämlich die Anordnung der Chromosomenpaare im Kern arteigentümlich. In den meisten Fällen (*Bibio*, *Simulium*, die meisten Chironomiden) liegen die Chromosomenpaare frei im Kernraum; nur zufällig und vereinzelt können seitliche oder endweise Verklebungen eintreten (GEITLER 1934, BAUER 1935). Bei *Drosophila*-Arten hängen dagegen die Paare mit ihren Spindelansatzstellen, die heterochromatisch sind, zu-

sammen (Abb. 60; vgl. Abschnitt 4). Einen Zwischentypus zwischen *Drosophila* und den meisten anderen Formen bildet *Prodiamesa olivacea*, bei welcher nicht wie bei *Drosophila* alle Chromosomenpaare, sondern regelmäßig nur einige zusammenhängen (BAUER 1936). Der Zusammenschluß steht offenbar in Beziehung mit der heterochromatischen Ausbildung; doch zieht das Vorhandensein von Heterochromatin nicht notwendigerweise Zusammenschluß nach sich, da viele Arten, bei denen Heterochromatin vorkommt, freie Chromosomenpaare besitzen (BAUER 1936).

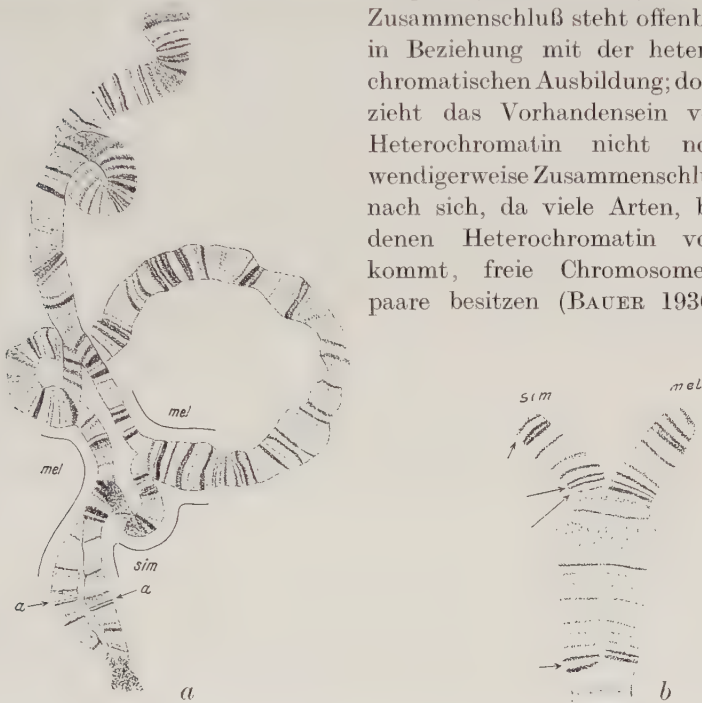


Abb. 59. Riesenchromosomen aus der Speicheldrüse des Bastardes *Drosophila melanogaster*  $\times$  *simulans*. a) rechter Arm des III. Chromosoms mit der genetisch erschlossenen langen Inversion, die sich als Schlingenbildung kundgibt; bei a deutliche Strukturverschiedenheiten der Partner. b) linkes ungepaartes Ende des X-Chromosoms; die Pfeile deuten auf Strukturverschiedenheiten. — Nach PÄTAU.

Die äußere Morphologie der Riesenchromosomen bzw. -paare stimmt, wie schon HEITZ & BAUER an *Bibio* festgestellt hatten, mit der der mitotischen Chromosomen überein. Das nach der Gesamtlänge auffallendste Merkmal mitotischer Chromosomen, der Spindelansatz, ist jedoch an den Riesenchromosomen nicht ohne weiteres erkennbar. Bei dem meistuntersuchten Objekt, *Drosophila*, liegen die Ansatzstellen in der gemeinsamen

Heterochromatinmasse der proximalen Abschnitte „vergraben“ und sind deshalb schwer erkennbar; nach FROLOWA (1936) sind sie, bzw. ihre Leitkörperchen miteinander vereinigt. Bei *Biblio*, *Simulium*, *Sciara* und den von BAUER untersuchten Chironomiden wurde der Spindelansatz nicht aufgefunden, ist also jedenfalls nicht auffallend und erscheint nicht als stark in die Länge gezogene „Unterbrechung“ des Chromosoms. Nach BAUERS Vermutung liegen die Spindelansatzstellen von *Chironomus Thummi* vielleicht in den verdickten, durch Pfeile bezeichneten Stellen der Abb. 57.

Sekundäre Einschnürungen sind leicht erkennbar, wenn in ihnen der Nukleolus eingeschaltet liegt. Die heranwachsende

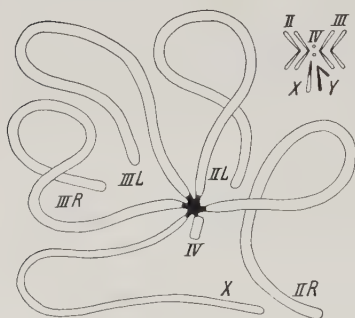


Abb. 60.

Schema der Vereinigung der Chromosomen in den Schleifenkernen des Männchens von *Drosophila* und der Verteilung von Eu- und Heterochromatin (schwarz) in den Schleifenkernen und der somatischen Mitose (rechts oben); das Y-Chromosom ist im Schleifenkern nicht dargestellt. Die Spindelansatzstellen liegen in dem sog. Chromozentrum (schwarz), die Arme hängen heraus. —

Nach PÄTAU.

Nukleolarsubstanz drängt dann die anschließenden Chromosomenteile auseinander bzw. sie reichen  $\pm$  aufgesplittert in sie hinein (Abb. 53, 61; HEITZ & BAUER, GEITLER 1934, BAUER 1935b). Bei *Drosophila* steht der Nukleolus in noch nicht ganz verständlicher Weise mit der Vereinigungsstelle der heterochromatischen Chromosomenabschnitte in Verbindung (HEITZ 1934, FROLOWA 1936); dies stimmt insofern mit der Erwartung überein, als die SAT-Lücke, in der der Nukleolus in den mitotischen Chromosomen entsteht, im Heterochromatin liegt.

Die Schleifenkerne besitzen in der Regel einen großen Nukleolus, was im Einklang mit dem Vorhandensein zweier gepaarter SAT-Chromosomen steht. Das Volumverhältnis von Nukleolus und Kern ist schätzungsweise das gleiche wie in gewöhnlichen somatischen Kernen. Bei *Chironomus Thummi* fand BAUER (1935) außer dem großen „Hauptnukleolus“ noch zahl-

reiche kleine „Nebennukleolen“, die an bestimmten Abschnitten bestimmter Chromosomenpaare entstehen, sich aber später ablösen und frei im Kernraum liegen. Nach BAUER entstehen diese Nukleolen in den Chromosomen zwischen bestimmten Chromomeren-scheiben; es besteht jedoch auch die Deutungsmöglichkeit, daß die scheinbar intrachromosomalen Stellen der Bildung der Nukleolarsubstanz sekundäre „Unterbrechungen“ des Chromosoms darstellen. Jedenfalls ist durch das Vorkommen von Nukleolarsubstanz außerhalb der großen SAT-Einschnürung gezeigt, daß auch noch andere Beziehungen zwischen Nukleolen und Chromosomen bestehen. Die Befunde an gewöhnlichen Kernen von Protisten und Blütenpflanzen, die die Entstehung von Nukleolen ohne Beziehung zu SAT-Chromosomen nahelegen scheinen, finden vielleicht dadurch eine Erklärung in dem Sinn, daß eben doch eine bestimmte Beziehung zu nukleolbildenden Regionen bestimmter Chromosomen besteht, die aber infolge der zu geringen Größe der mitotischen Chromosomen nicht feststellbar ist.

### 3. Entwicklung und Aufbau der Riesenchromosomen

Die Schleifenkerne entstehen während der Embryogenese aus somatischen Kernen „gewöhnlicher“ Größe. Die Vermutung FROLOWAS (1937), daß sie aus polyploiden Kernen hervorgehen und daß daher die in den Schleifenkernen in diploider Zahl vorhandenen Partnerchromosomen aus nachträglich miteinander verwachsenen Chromosomen bestünden, hat sich nicht bewahrheitet.<sup>1)</sup> Diese Meinung konnte jedoch dadurch aufkommen, daß sich, besonders in jüngeren Entwicklungsstadien der Larven, ein Mehrfachbau der Partner beobachten läßt. Dies wurde zuerst für *Simulium* festgestellt, wo sich die Partner als der Länge nach doppelt, die Paare an den Vereinigungspunkten also als vierteilig erwiesen (Abb. 58; GEITLER 1934, bestätigt von PAINTER & GRIFFEN 1937); ebenso verhalten sich die Chromosomen junger Kerne von *Drosophila*, *Chironomus* und *Sciara* (Abb. 62, TINIAKOW 1936, FROLOWA 1937, PAINTER & GRIFFEN 1937,

---

<sup>1)</sup> Von der Verfasserin selbst widerrufen in einer mit der Maschine geschriebenen, den Sonderdrucken beigegebenen Fußnote (vgl. auch PAINTER & GRIFFEN, BUCK). Polyploide Mitosen sind im übrigen für manche Gewebe der Dipteren typisch.



BUCK 1937). Die Querschnitte durch die Partner sehen daher achterförmig oder ellipsoidisch aus (Abb. 61d); hierauf beruhen die Angaben, daß die Riesenchromosomen überhaupt „bandförmig“ sind.

Für die älteren Kerne gibt FROLOWA (1936, 1937) an, daß die Partner aus acht, die Paare also aus 16 Längssträngen aufgebaut sind; dieser Bau ist jedoch kaum, wie FROLOWA will, einfach als Steigerung des Doppelbaus aufzufassen, sondern stellt eine weitere Unterteilung dar. Sie äußert sich auffällig darin, daß die Chromomerenscheiben in der Querrichtung nicht homogen, sondern aus mehreren, bei *Drosophila* nach den Angaben von BRIDGES (1935) je Paar aus 16<sup>1)</sup> Einzelkörnchen oder Kugeln aufgebaut sind. Die Querscheiben sind also nicht ganze Chromomeren, sondern Sammelbildungen von in gleicher Höhe liegenden, homologen Chromomeren; sie sind im Unterschied zu den Sammelchromomeren, die durch Zusammenrücken nicht homologer Chromomeren in der Längsrichtung entstehen, als Chromomerenaggregate (HEITZ) zu bezeichnen. Solche Chromomerenaggregate sind bei allen bisher untersuchten Dipteren vorhanden, die Zahl der ein Aggregat (eine Scheibe) aufbauenden Einzelchromomeren ist aber höher als oben angegeben so sind bei *Sciara* 20 (nach BUCK) oder 30 (nach METZ), bei *Chironomus Thummi* gegen 100, bei *Cryptochironomus defectus* gegen 400 (BAUER 1935, 1936) feststellbar.

Auf Grund des in der Querrichtung zusammengesetzten Baus der Chromomerenscheiben haben KOLTZOFF (1934) und BRIDGES (1935) die Vorstellung entwickelt, daß die Riesenchromosomen nicht einfache gestreckte Chromosomen sind, die unmittelbar mit dem Pachytänchromonema gleichzusetzen wären, sondern daß es sich um Bündel von Chromonemata handelt. Diese Ansicht wurde von BAUER (1935, 1936) dadurch bewiesen, daß sich an geeigneten Objekten die Zwischenfäden, welche die nicht homologen Chromomeren verbinden, also die Einzelchromonemata, auf welchen die Chromomeren aufgereiht sind, unmittel-

---

<sup>1)</sup> Doch werden von anderen Autoren auch höhere Zahlen angenommen (vgl. HERTWIG 1935). — Die Zahl 16 ist sicher zu niedrig, da BRIDGES nur die peripher liegenden Körnchen in Betracht zog, während sie tatsächlich nach BAUERS eindeutigen Feststellungen gleichmäßig über den ganzen Querschnitt verteilt liegen.

bar beobachten lassen (Abb. 63). An den „bäumchenförmigen“ Chromosomenenden (Abb. 53) und an den Nukleolen (Abb. 61) tritt auch ein Aufsplintern in die einzelnen Chromonemata ein. Die von METZ (1935) u. a. vertretene Auffassung, daß die Riesenchromosomen ganze Chromosomen sind und daß der Vielfachbau ein Artefakt darstellt, kann als überholt gelten, ebenso die von DUBININ (1935) und Mitarbeitern geäußerten Vorstellungen.

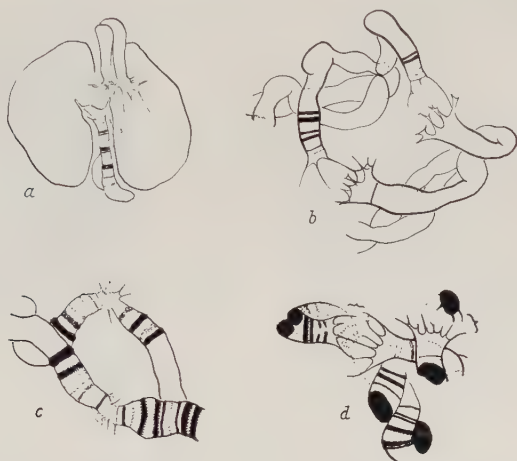


Abb. 61. Nukleolenbildender Abschnitt des SAT-Chromosoms in der Speicheldrüse von *Simulium* sp. a Einschaltung des Nukleolus in das Chromosom (die Partner sind an dieser Stelle nicht eng gepaart und werden daher von der wachsenden Nukleolarsubstanz auseinandergetrieben); die Chromosomen„enden“ sind zerfasert (die feinen Fasern hängen in Wirklichkeit wohl immer zusammen, so daß das Chromosom tatsächlich nicht unterbrochen ist). b—d homologe Stellen aus anderen Kernen, der Nukleolus selbst nicht eingezeichnet; in d sind die infolge des Doppelbaus jedes Partners breitgezogenen oder achterförmigen Querschnitte schwarz dargestellt. — Essigkarm., etwa 670fach; nach GEITLER.

Für die Entstehung der Riesenchromosomen ergibt sich die Vorstellung, daß sie aus den mitotischen Chromosomen durch Vermehrung, d. h. Längsteilung des ursprünglichen Chromonemas bzw. wahrscheinlich der beiden Chromonemata (nach NEBEL der vier Chromonemata, vgl. S. 71) und durch Beisammenbleiben der Tochterchromonemata hervorgegangen sind (BAUER 1935, 1936, HEITZ 1935, FROLWA, KOLLER 1935, PAINTER, BUCK). Im vollentwickelten Riesenchromosom von *Simulium* schließt die Hälfte der Chromo-

nemata zu je einem Bündel zusammen, wodurch jeder Partner der Länge nach zweiteilig erscheint (GEITLER 1934); dieser Doppelbau spricht wohl für das Vorhandensein von zwei Chromonemata in den mitotischen Chromatiden überhaupt. Die Entwicklung von den ursprünglichen zwei Chromonemata bis zur Bündelbildung scheinen PAINTER & GRIFFEN, soweit sich dies aus der kurzen vorläufigen Mitteilung schließen läßt, schrittweise verfolgt zu haben.<sup>1)</sup>

Bei diesen Vorgängen erfolgt wohl außer dem Teilungswachstum noch ein Gesamtwachstum der Chromonemata; dies



Abb. 62. Riesenchromosomen von *Drosophila robusta* aus kleinen Kernen der Speicheldrüse (oder aus dem Fettkörper?): die Partner zeigen stellenweise Doppelbau (Pfeil!). — Essigkarm.; nach FROLOWA.

ergibt sich daraus, daß die Länge der Riesenchromosomen und die Größe der Chromomeren die der mitotischen (und auch der meiotischen) deutlich übertreffen (HEITZ 1935); BAUER (1936) meint allerdings, daß Längenwachstum fehlt oder nur in geringem Ausmaß stattfindet.<sup>2)</sup>

In den gut analysierbaren Riesenchromosomen sieht man, daß die Chromonemata nicht parallel zur Längsachse des Chromosoms, sondern leicht geneigt verlaufen (Abb. 63). Wie auch FROLOWA für *Drosophila* angibt, kommt dieses Aussehen dadurch zustande, daß die Chromonemata schraubig angeordnet sind. Die Riesenchromosomen sind also in diesem Sinn nicht völlig gerade gestreckt (was übrigens auch für die Pachytänchromosomen gilt); vielmehr sind die beiden Bündel je Partner schraubig

<sup>1)</sup> Anm. b. d. Korr. Die ausführliche Mitteilung (1937b) belegt diesen Entwicklungsgang durch Bilder. Es bleiben dabei allerdings die jüngsten Stadien noch etwas unklar, da ihre optische Analyse schwierig ist.

<sup>2)</sup> In heterochromatischen Abschnitten herrschen besondere Verhältnisse (vgl. Abschn. 5).

umeinander gewunden (Reliktspiralen, KOLLER 1935) und die Partner selbst umschlingen sich schraubig (Abb. 58, 62). Damit ist der Anschluß an die älteren Beobachtungen von ALVERDES gegeben, der an jüngeren Riesenchromosomen Spiralbau feststellte. Die auffallenden Verdickungen und Verdünnungen, für die HEITZ in manchen Fällen eine konstante Lage nachweisen konnte, stehen mit dem Spiralbau in keiner Beziehung; ob die

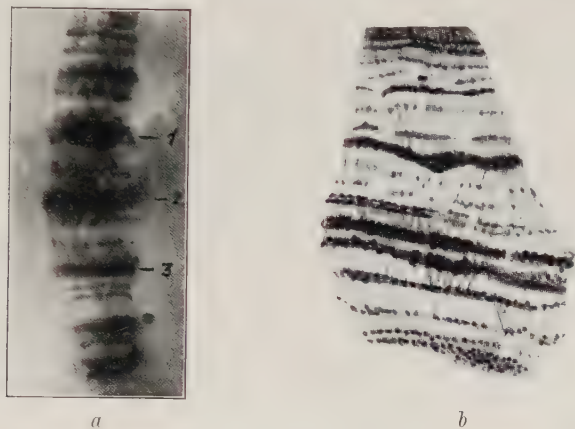


Abb. 63. Feinbau der Riesenchromosomen. *a* *Prodiamesa olivacea*, *b* *Chironomus Thummi*. Man sieht die Zusammensetzung aus zahlreichen feinen Chromonemata, die sich scheinbar überkreuzen (in Wirklichkeit wohl spiralig verlaufen). — *a* Photo; *b* etwa 2200fach, nach BAUER.

Spiralwindungen in bestimmter Zahl und Lage auftreten, ist noch unbekannt.

Die Anordnung der Chromonemata auf dem Querschnitt ist nach den gesicherten Feststellungen BAUERS an günstigen Objekten gleichmäßig. Im Gegensatz hierzu behaupten HEITZ, MÜLLER 1935, PAINTER 1935 und FROLOWA, daß allgemein oder nur bei bestimmten Chromosomen die Chromomeren peripher liegen, also im Querschnittsbild Ringe bilden. Diese Angaben dürften zum Teil auf ungenauen Beobachtungen an ungünstigen Objekten beruhen, zum Teil sind die Beobachtungen an sich offenbar richtig, kommen aber durch Zusammenneigen der Chromonemata, d. h. durch eine Aufkrümmung der Ränder der sonst flach-scheibenförmigen Chromomerenaggregate an den Chromosomenenden zustande (Abb. 65*d*, BAUER 1936*a*); bei Auf-

sicht auf das Chromosomenende erscheinen die Ränder als Ringe. Auch EMMENS (1937) gibt für vier *Drosophila*-Arten gleichmäßige Verteilung über den Querschnitt an (gerade für *Drosophila* wurde die angeblich ringförmige Anordnung hervorgehoben). Die von KAUFMANN und SINOTÔ & YUASA gemachten Angaben über spirale Anordnung erklären sich aus dem Spiralbau.

Über die Gliederung in Chromomeren und Zwischenstücke in der Längsrichtung des Chromosoms herrscht wohl eine einheitliche Auffassung, nachdem BRIDGES' Meinung über den allgemeinen Doppelbau der Chromomerenaggregate verlassen wurde. In bestimmten Fällen läßt es sich naturgemäß nicht sicher entscheiden, ob ein dickes Aggregat oder zwei dünne, einander dicht genäherte Aggregate vorliegen. Nach ELLENHORN, PROKOFJEWA & MULLER lassen sich solche dicke Aggregate mittels Ultraviolettphotographie weiter auflösen; im allgemeinen dürfte die unmittelbare Beobachtung mehr leisten. Das verschiedene Aussehen der Aggregate hängt auch von der eu- oder heterochromatischen Beschaffenheit ab (vgl. Abschnitt 5). Die Gesamtzahl der Chromomerenaggregate in einem Kern läßt sich naturgemäß nur schätzen; BRIDGES nimmt für *Drosophila melanogaster* 4000 Chromomerenaggregate an.

#### 4. Physik und Chemie

Die Riesenchromosomen besitzen erwartungsgemäß eine festgallertige Konsistenz; VONWILLER & AUDOWA konnten durch Mikrodissektion bei *Chironomus* zeigen, daß sie sich zwischen Nadeln stark dehnen lassen; nach Aufhören des Zuges ziehen sie sich elastisch zusammen, wobei aber die ursprüngliche Kürze nicht mehr erreicht wird. Die Elastizität als solche ist aus dem Spiralbau verständlich. Eine starke Dehnbarkeit ist auch in Essigkarminpräparaten festzustellen. Die Dehnungsfähigkeit kommt den Zwischenstücken zu, während die Chromomeren-scheiben unverändert bleiben.

Der unmittelbar sichtbaren Quergliederung in Chromomerenaggregate und Zwischenstücke, die schon im Leben an Lichtbrechungsunterschieden erkennbar sein kann (Abb. 56), entspricht ein verschiedenes chemisches Verhalten. Mit FEULGENS Nuklealreaktion erweisen sich die Chromomeren als stark nukleal; die Zwischenstücke sind dagegen nicht, wie man in Analogie zu den Befunden am Pachynema glauben hätte können, anukleal,



sondern geben eine, wenn auch sehr schwache positive Reaktion, scheinen also ebenfalls Thymonukleinsäure zu enthalten.<sup>1)</sup> Mit ganz anderer Methodik untersuchte CASPERSSON die Verteilung der Thymonukleinsäure (Ultraviolettabsorption in Verbindung mit Digestion), wobei er für *Chironomus* und *Drosophila* zu dem Ergebnis kommt, daß die Nukleinsäure ausschließlich auf die Chromomerenaggregate beschränkt ist.<sup>2)</sup>

Die Zwischenstücke bestehen aus Proteinen, die aber auch in den Chromomerenaggregaten vorhanden sind. Zu ganz übereinstimmenden und weiteren Ergebnisse kommt BARIGOZZI an *Chironomus* durch Anwendung der Mikroveraschung und Millons Reagens: die Chromomeren scheiben enthalten Nukleinsäure, die aus Proteinen aufgebauten Zwischenstücke nicht. Die Chromosomen enthalten Phosphate und nichtphosphatische Mineralsalze, wobei bestimmte Stellen reichlichen oder spärlichen Gehalts festzustellen sind (letztere Angabe ist z. Zt. nicht deutbar); die Phosphate lassen sich zum Teil als Rückstände der Nukleinsäure ansehen.

### 5. Heterochromatin

Die Frage, wie sich die heterochromatischen Chromosomenabschnitte in den Schleifenkernen verhalten, läßt sich nur in großen Zügen beantworten. Die Klärung dieses Problems ist eben im Gang; z. Zt. läßt sich etwa folgendes Bild entwerfen.

Bei *Drosophila*, dem einzigen Objekt, bei dem die heterochromatischen Abschnitte in den mitotischen Chromosomen genau bekannt sind, besteht eine Komplikation für die Analyse dadurch, daß diese Abschnitte, die proximal vom Spindelansatz liegen, in den Schleifenkernen miteinander vereinigt sind und das sog. Chromozentrum bilden (Abb. 60). Die Meinung, daß das Chromozentrum eine unstrukturierte Chromatinmasse ist, die von den Chromosomen abgegeben worden wäre (PAINTER 1935, KOLLER 1935), hat sich jedoch als unrichtig erwiesen. Ebenso konnte das total heterochromatische Y-Chromosom, das früher nicht

<sup>1)</sup> Es ist anzunehmen, daß dies auch für das Pachynema gilt, daß aber die Zwischenfäden zu zart sind, um die schwache positive Reaktion noch wahrnehmen zu lassen.

<sup>2)</sup> Über die Fehlerquellen der FEULGEN-Reaktion vgl. neuerdings BRACHET.

aufzufinden war (PAINTER 1933, 1934), nachgewiesen werden (PROKOFJEWA 1935, 1937, BAUER 1936a).

Es ist nunmehr sichergestellt, daß die heterochromatischen Abschnitte grundsätzlich den gleichen Bau wie die euchromatischen besitzen, d. h. aus Chromonemabündeln mit Chromo-

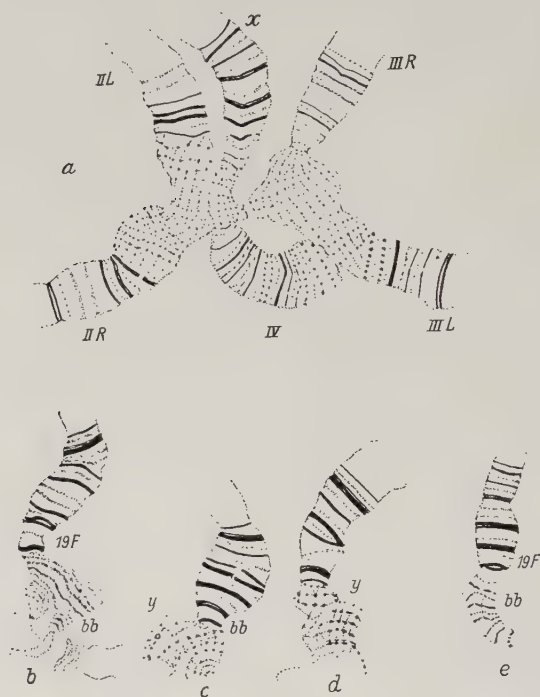


Abb. 64. Zentraler Teil des Schleifenkerns von *Drosophila melanogaster*. *a* Vereinigungsstelle der heterochromatischen proximalen Chromosomenabschnitte im Weibchen (*L* und *R* = linker und rechter Arm). *b*—*e* analog wie *a*, aber aus dem Männchen, und nur der proximale Teil des X-Chromosoms und das total heterochromatische Y-Chromosom dargestellt (*bb* bezeichnet den locus des im Y-Chromosom liegenden Gens *bobbed*). Vgl. hierzu Abb. 20, 60). — Nach PROKOFJEWA-BELGOWSKAJA.

meren und Zwischenfäden bestehen (Abb. 64, 65); ihre Länge entspricht aber nicht der, die sie in der Mitose im Vergleich zu den euchromatischen Abschnitten besitzen, sondern ist viel geringer. So ist das völlig heterochromatische Y-Chromosom, das in der Metaphase länger als das X-Chromosom

ist (Abb. 20), in den Schleifenkernen ein sehr kurzer Körper (Abb. 64, 65): er ist ungefähr so lang wie der heterochromatische Abschnitt des X-Chromosoms, der selbst eine geringere relative Länge als in den Mitosen besitzt. Diese Erscheinung steht damit in Zusammenhang, daß die Zahl der Chromomeren im Heterochromatin sehr gering ist, ihre Abstände aber

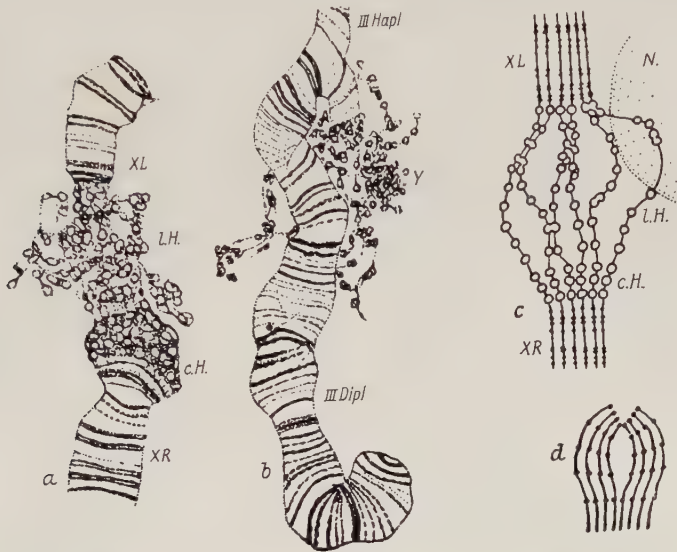


Abb. 65. Riesenchromosomen von *Drosophila pseudoobscura*. a proximaler, heterochromatischer Teil des X-Chromosoms (XL = linker, XR = rechter Arm), c. H. = kompaktes, l. H. = lockeres Heterochromatin). b III-Y-Translokation: heterochromatisches Y-Chromosom an Chromosom III angeheftet: seine Struktur noch aufgelockerter als im l. H.-Teil des X-Chromosoms in Abb. a. c Diagramm zu Abb. a (N = Nukleolus). d Schema des Zusammenneigens der Chromonemata an einem Chromosomenende, wobei die Chromomerenaggregate in der Polansicht als Ringe erscheinen. — a, b 1830fach, nach BAUER.

durchschnittlich die gleichen wie im Euchromatin sind. Besonders das Y-Chromosom besitzt sehr wenige Chromomeren (nach PROKOFJEWA lassen sich acht Aggregate unterscheiden). Im Schleifenkern entscheidet nun allein die Zahl der Chromomerenaggregate (bei durchschnittlich gleichem Abstand voneinander) über die Länge, wogegen sich die Länge in den mitotischen Chromosomen nicht proportional zur Chromomerenzahl

verhält; das Y-Chromosom ist trotz seiner bedeutenden Länge in der Mitose außerordentlich chromomerenarm.

Diese Befunde stehen in Übereinstimmung mit der schon lange aus dem genetischen Experiment bekannten Tatsache, daß das Y-Chromosom (und überhaupt heterochromatische Abschnitte) genarm ist (im Y-Chromosom konnten lange Zeit überhaupt keine Gene nachgewiesen werden); denn die Gene sind in den



Abb. 66.

Heterochromatin von *Trichotanypus pectinatus* (Chironomide).

a kleine somatische Kerne mit Chromozentren.

b—d terminale Heterochromatinstrukturen an Riesenchromosomen im optischen Längsschnitt aus verschiedenen großen Kernen:

b Chromosom III,

c Chromosom IV,

d Chromosom V. —

Etwa 1830 fach;  
nach BAUER.

Chromomeren lokalisiert (parallele genetische und zytologische Untersuchungen von Röntgen-Translokationen durch MULLER und ELLENHORN, PROKOFJEW & MULLER haben dies so gut wie bewiesen; dies bedeutet natürlich nicht, daß die Gene Chromomeren sind).

Es ergibt sich also, daß die Chromosomen in den Schleifenkernen nur ihre genetisch bedeutsame Struktur beibehalten; der Genarmut in den heterochromatischen Abschnitten oder Chromosomen entspricht die relative Verkürzung in den Schleifenkernen. Die beträchtliche Länge in den Mitosen läßt sich danach so auf-

fassen, daß ein langes Chromonema vorhanden ist, das fast keine Chromomeren trägt, aber mit Heterochromatin beladen ist. Letzten Endes ist diese Erscheinung phylogenetisch deutbar, nämlich in dem Sinn, daß das Y-Chromosom mit dem X-Chromosom ursprünglich gleichgestaltet war, aber allmählich reduziert wurde (daß X- und Y-Chromosomen einander homolog sind, ist eine ganz allgemein selbstverständliche Annahme). Der X-O-Typus stellt das andere Extrem dar: des Y-Chromosom ist völlig abgebaut. Die Heterochromasie bildet eine Etappe dieses phylogenetischen Abbaus. Dies gilt *mutatis mutandis* auch für andere heterochromatische Chromosomen. Weshalb mit dem Abbau der Gene, oder materiell ausgedrückt, der Chromomeren, nicht gleichzeitig ein proportionaler Abbau der Chromosomensubstanz als solcher erfolgt, ist vorläufig nicht deutbar (die Physiologie des Heterochromatins ist ja noch so gut wie unbekannt, vgl. Kapitel II 4).<sup>1)</sup>

Es harren noch weitere Teilprobleme der Lösung. Eines dieser betrifft die Unterscheidung von  $\alpha$ - und  $\beta$ -Heterochromatin durch HEITZ (1934). Im Gegensatz zu der oben gegebenen Darstellung wären nach HEITZ die in den Riesenchromosomen sichtbaren heterochromatischen Abschnitte nicht mit den mitotischen identisch, es würde sich vielmehr um ein besonderes  $\beta$ -Heterochromatin handeln, das infolge zu geringer Größe in den mitotischen Chromosomen überhaupt nicht sichtbar wäre. Die hauptsächliche Stütze von HEITZ, die nicht übereinstimmende Länge der Abschnitte in den Schleifenkernen und den mitotischen Chromosomen, fällt durch die obige Erklärung weg, so daß die ganze Annahme nicht mehr haltbar erscheint. Tatsächlich kommt aber in den Schleifenkernen, besonders auffallend bei einigen Arten wie *Drosophila virilis*, noch ein anderer heterochromatischer Körper hinzu ( $\alpha$ -Heterochromatin). Dieser Körper ist relativ klein, ist nicht in Chromomeren und Chromonemata gegliedert und liegt in der Mitte des Heterochromatins der Chro-

<sup>1)</sup> Die Annahme, daß die bedeutende Länge der heterochromatischen Abschnitte in der Mitose dadurch zustande kommt, daß die Spiralisierung unterbleibt (vgl. PROKOFJEWA 1937), entbehrt jeder Grundlage; sie ist sogar sehr unwahrscheinlich, da man an heterochromatischen Abschnitten in der Meiose von Blütenpflanzen (Abb. 45) die Spiralisierung unmittelbar beobachten kann (GETTLER 1933, DARLINGTON 1933). Allerdings sind in diesen Abschnitten zahlreiche Chromomeren vorhanden.



mosomenarme; er besitzt das kompakte Aussehen des Chromozentrums in gewöhnlichen Kernen. FROLOWA und TINIAKOW meinen, daß es sich um das Vereinigungsprodukt der Leitkörperchen aller Chromosomen handelt; dies ist aber noch völlig unbewiesen.

Über den feineren Aufbau der in Chromonemata und Chromomeren gegliederten Abschnitte ( $\beta$ -Heterochromatin nach HEITZ) herrschen im einzelnen noch verschiedene Vorstellungen. Die allgemeine Neigung des Heterochromatins zum Zusammenfließen besteht auch hier und erschwert die Analyse. Die Folge des Zusammenfließens ist die Bildung der als Chromozentrum bezeichneten Vereinigungsmasse aller heterochromatischen Chromosomenabschnitte; die einzelnen Anteile der Chromosomen lassen sich in den Schleifenkernen erst durch Druck sichtbar machen. In diese Masse können nun verschiedene Strukturen hineingesehen werden. PROKOFJEWA meint den auf Abb. 64 dargestellten Aufbau beobachtet zu haben: die Chromonemata sollen besonders zart und brüchig sein und winzige Chromomeren tragen. In Analogie zu den Verhältnissen der meiotischen Chromosomen ist dies kaum glaublich. Tatsächlich hat FROLOWA im Heterochromatin besonders große Chromomeren beobachtet. Die gleiche Feststellung machte BAUER (1936a, b) und BAUER gibt auch eine Erklärung für das abweichende von PROKOFJEWA geschilderte Aussehen: die feinen, als Querreihen von Chromomeren angesehenen Strukturen kämen dadurch zustande, daß die wirklichen großen Chromomerenaggregate in ihrem Innern in den Essigkarminpräparaten stark gequollen sind, so daß die Nachbaroberflächen miteinander in Berührung kommen; diese Berührungsflächen wären die von PROKOFJEWA als Chromomerenaggregate angesehenen Strukturen, während die Zwischenstücke PROKOFJEWAS die Stellen der verquollenen Mittelteile der Chromomerenaggregate darstellten.

Diese einleuchtende Deutung (auf die PROKOFJEWA in ihrer späteren Mitteilung — 1937 — nicht eingeht, ohne sie jedoch anzunehmen) stützt sich auf Beobachtungen an der heterochromatischen Feinstruktur in den Riesenchromosomen der Chironomiden (BAUER 1936b). Die im Heterochromatin liegenden Chromomeren sind dadurch gekennzeichnet, daß sie einen achromatischen, vakuolenartigen Zentralteil und eine chromatische Rinde besitzen; diese „Heterochromomeren“, wie BAUER sie

nennt, unterscheiden sich von den Euchromomeren aber vielleicht nur graduell, indem möglicherweise auch diese einen sehr kleinen, daher nicht sichtbaren Zentralteil besitzen. Es ist allerdings noch nicht sicher festgestellt, ob der Zentralteil vital vorhanden ist, oder ob er nur in Essigkarminpräparaten durch Vakuolisierung entsteht (es sei daran erinnert, daß im Chromatin überhaupt, und besonders nach Essigsäurebehandlung, Vakuolen auftreten können; im Leben wurde der Zentralteil nicht gesehen). Jedenfalls aber unterscheiden sich die Heterochromomeren von den Euchromomeren in ihrer verschiedenen Vakuolisierbarkeit. Je nachdem wie stark die Hüllen der Heterochromomeren verschmelzen oder getrennt bleiben und wie stark die Chromonemata vereinigt oder getrennt erscheinen — besonders an den Chromosomenenden können sie stark aufsplintern — entstehen wechselnde Bilder von  $\pm$  kompakten Scheiben oder lockere, regelmäßige oder scheinbar unregelmäßige Strukturen (Abb. 65, 66).

Die Angaben BAUERS krankten allerdings noch daran, daß sich der unmittelbare Vergleich des Heterochromatins in den Riesenchromosomen mit dem der mitotischen Chromosomen noch nicht durchführen ließ. Ein weiteres Eingehen auf die Heterochromatinstrukturen scheint in dem derzeitigen fließenden Stadium der Untersuchung überflüssig. Die wichtigsten oben mitgeteilten Tatsachen stehen jedenfalls fest, so das Zusammenschrumpfen des mitotischen Heterochromatins gewissermaßen auf seine „genetische Länge“ bzw. auf die den wenigen Chromomeren entsprechende Länge.

## 6. Chromosomale Veränderungen

Ontogenetisch und phylogenetisch bedeutsame Veränderungen lassen sich zum Teil auch an „gewöhnlichen“ Chromosomen beobachten (vgl. Kapitel II 5), selbstverständlich an den Riesenchromosomen um vieles leichter. Vor allem können an den Paarungsverhältnissen der Riesenchromosomen in Heterozygoten weitgehend genaue Ablesungen über den Homologiegrad der Partner, also der Chromosomen der Eltern, gemacht werden.

Die diesbezüglichen Untersuchungen stehen noch im Anfangsstadium. Zum Teil handelt es sich um Bestätigungen von an gewöhnlichen Chromosomen schon gemachten Beobachtungen, so im Fall der Schlingenbildung, die sich bei der Paarung eines

normalen mit einem invertierten Abschnitt einstellt.<sup>1)</sup> Im Schleifenkern erscheint die Inversionsschlinge entsprechend deutlich (Abb. 59a). Solche Figuren, aber auch analoge durch Ausfall oder Translokationen hervorgerufene hat zuerst PAINTER (1934) bei *Drosophila* gefunden. Inversionen (die anscheinend nie den Spindelansatz mitumfassen) zeigen sich häufig in Bastarden: TAN 1935b fand in einem Bastard zwischen zwei Rassen von *Drosophila pseudoobscura* sechs Inversionen, (KOLLER 1935 gibt fünf und eine deletion an), ebenso sind *pseudoobscura* und *miranda* durch zahlreiche Inversionen unterschieden (DOBZHANSKY & TAN 1936), PÄTAU konnte eine genetisch erschlossene Umkehrung im Bastard *melanogaster*  $\times$  *simulans* cytologisch nachweisen (Abb. 59a).

In Bastarden von *Drosophila* lassen sich stellenweise Unterschiede im Chromomerenbau homologer Chromosomen beobachten; an diesen Abschnitten erfolgt nie enge Paarung (Abb. 59b). Umgekehrt kann jedoch auch in gleich aussehenden Abschnitten die Paarung unterbleiben. Arten, die sich kreuzen lassen, zeigen im allgemeinen sehr ähnlichen Chromomerenbau, systematisch entfernte Arten weisen so starke Unterschiede auf, daß eine Homologisierung der Strukturen sich nicht mehr durchführen läßt.

In natürlichen Populationen wurden bei *Drosophila pseudoobscura* Inversionen (TAN 1935, DOBZHANSKY & STURTEVANT, zitiert nach BAUER 1936b), bei Chironomiden (BAUER 1936b) auch andere Verlagerungen in Heterozygoten beobachtet. (Analoge Verhältnisse sind aus den Folgen des crossing over in Inversionsheterozygoten auch bei Heuschrecken und zahlreichen Blütenpflanzen erschlossen worden) (vgl. S. 57).

Es ist zu hoffen, daß die weitere Analyse noch tiefere Einblicke in die Art- und Rassenunterschiede ergeben wird; allerdings bestehen hier Grenzen: eine methodische dadurch, daß sich nur wenige *Drosophila*-Arten kreuzen lassen (andere Dipteren sind nicht genetisch analysiert); und eine im Wesen der Analyse liegende: es werden nicht die Gene sichtbar gemacht, sondern nur

<sup>1)</sup> Das Prinzip ist kurz folgendes: da sich nur homologe Chromomeren paaren, muß, wenn ein homologer Abschnitt invertiert ist, der eine Partner eine rückläufige Schlinge bilden, wodurch die verkehrte Chromomerenfolge in bezug auf den anderen Partner wieder in die „richtige“ Reihenfolge gebracht wird (vgl. z. B. die Schemata bei DARLINGTON 1937).

Strukturen, welche ihre Stelle bezeichnen. Es fehlt aber noch jeder Anhaltspunkt dafür, wie stark eine genetische Veränderung im Sinn einer Genmutation sein muß, um strukturell, d. h. im Chromomerenbau sich auszudrücken. In diesem Zusammenhang ist die oben erwähnte Beobachtung bemerkenswert, daß Paarung auch in gleich aussehenden Abschnitten unterbleiben kann: Unterschiede der Partner sind also wohl vorhanden, sie können aber nicht gesehen werden.

#### 7. Chromosomen in Ruhekernen im allgemeinen; rhythmisches Kernwachstum und innere Teilung.

Weshalb es Ruhekerne mit Riesenchromosomen überhaupt gibt, läßt sich bis zu einem gewissen Grad zufriedenstellend erklären. Ein bestimmter Anhaltspunkt ist durch die Tatsache gegeben, daß die Riesenchromosomen nur bei den Dipteren auftreten, also bei der einzigen Organismengruppe, welche eine streng durchgeführte somatische Paarung besitzt. Wenn derartige Vermehrungen von Chromosomen (Chromonemata) innerhalb der Kerne, wie dies für die Schleifenkerne bezeichnend ist, auch in den wachsenden Kernen anderer Organismen vorkommen — was wahrscheinlich, aber noch nicht bewiesen ist (vgl. weiter unten) —, so würde der wesentliche Unterschied gegenüber solchen „gewöhnlichen“ Kernen darin bestehen, daß die Paarung dazukommt. Dies läßt sich in folgender Weise näher ausführen (GEITLER 1938).

Es gibt bei den Dipteren im Soma alle Übergänge zwischen auffallenden, großen Schleifenkernen und kleinen und kleinsten Kernen mit der gewohnten „körnigen“ Struktur (vgl. GEITLER 1934). Für solche kleine Kerne läßt sich zeigen, daß sie aus nicht oder wenig vervielfältigten Chromonemata bestehen, die den Kernraum gleichmäßig erfüllen. Die „Körnchen“ sind in Wirklichkeit Chromomeren oder Sammelchromomeren (Abb. 69). Zweifellos stellen diese Kerne keine bloße geometrische Verkleinerung der Schleifenkerne dar. In den groß gewordenen Schleifenkernen muß also noch eine Besonderheit hinzukommen. Diese liegt einmal in der Vermehrung der Chromosomen (Chromonemata); weiters erfolgt sehr wahrscheinlich ein Längen- und Breitenwachstum der Einzelelemente, wie HEITZ (1935) aus mehr allgemeinen Gründen annahm und PAINTER & GRIFFEN durch die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte der Speicheldrüsenkerne von *Simulium* so gut wie bewiesen haben. Vielleicht hängt das

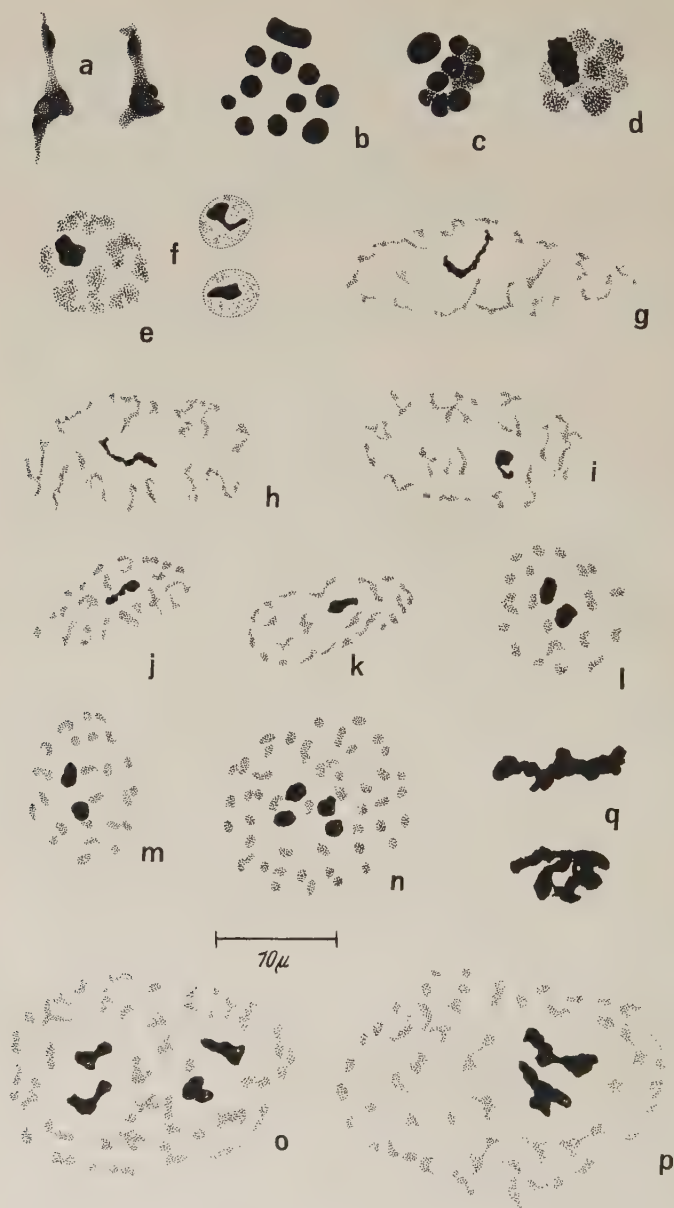


Abb. 67



auffallende Aussehen der Schleifenkerne auch damit zusammen, daß sich während des Kernwachstums nicht das Volumen, sondern die Oberfläche des Kerns proportional mit der Chromosomenzahl verändert (BOVERI; vgl. auch ABELE). Die Chromosomenbündel erhielten dadurch mehr Raum im Kern, was sich in der deutlichen Sonderung des Kerninhalts in Riesenchromosomen und Kernsaft ausdrücken müßte.

Ein wesentliches Licht wirft auf diese Probleme der Vergleich der Schleifenkerne mit den großen polyploiden Somakernen von *Gerris* und anderen Wanzen (GEITLER 1937 a, 1938). In sämtlichen Kernen der untersuchten Wanzen — am weitesten kann die Analyse bei dem Wasserläufer *Gerris lateralis* getrieben werden — sind nicht nur die heterochromatischen, sondern auch die euchromatischen Chromosomen distinkt erhalten,<sup>1)</sup> d. h. als stäbchen- oder fadenförmige Körper einzeln erkennbar. Bei *Gerris lateralis* sind in den diploiden Kernen des Männchens 20 euchromatische Chromosomen und ein heterochromatisches X-Chromosom vorhanden (das X-Chromosom ist total heterochromatisch, seine Heterochromasie tritt in allen somatischen Kernen in Erscheinung). Die Auszählung der X-Chromosomen und Autosomen in verschiedenen großen Kernen verschiedener Gewebe ergibt für das Männchen die Zahlen  $X + 20 A$ ,  $2 X + 40 A$ ,  $4 X + 80 A$ ,

<sup>1)</sup> „Erhalten“ soll nicht bedeuten, daß keinerlei telophasische Veränderungen ablaufen.

#### Erklärungen zu Abb. 67

Übersicht über die Ausbildung der X-Chromosomen und Autosomen während der Spermatogenese und in verschiedenen Ruhekernen im Männchen von *Gerris lateralis*. *a* zwei X-Chromosomen während der maximalen Auflockerung des Pachytäns. *b* I. Metaphase (oben das X-Chromosom), *c—e* Spermatidenkerne in früher bis später Telophase mit dem X-Chromosom, *f* zwei junge Spermatkerne mit X-Chromosom, unmittelbar vor dem Homogenwerden. (Chromosomen zum Teil gequollen). *g—q* Ruhekern aus verschiedenen Geweben: *g—i* aus Muskelzellen: diploid,  $1 X + 20$  Autosomen, X gestreckt, zweiteiliger Bau erkennbar (in *i* optisch verkürzt); *j, k* diploide Kerne des Tracheenepithels (es kommen auch tetraploide Kerne vor); *l—n* Mitteldarm: *l, m* tetraploid ( $2 X + 40$  Autosomen), *n* oktoploid ( $4 X + 80$  Autosomen; nur ein Teil der Autosomen dargestellt); *o—q* Auskleidung des Samenleiters: oktoploide Kerne mit  $4 X$  (*o*) oder zwei aus je  $2 X$  aufgebauten Sammelchromozentren (*p*) oder je einem aus  $4 X$  bestehenden Sammelchromozentrum (*q*) (in *q* sind aus zwei Kernen nur die Chromozentren dargestellt). — Alkohol-Eisess.-Kochmeth.; nach GEITLER.

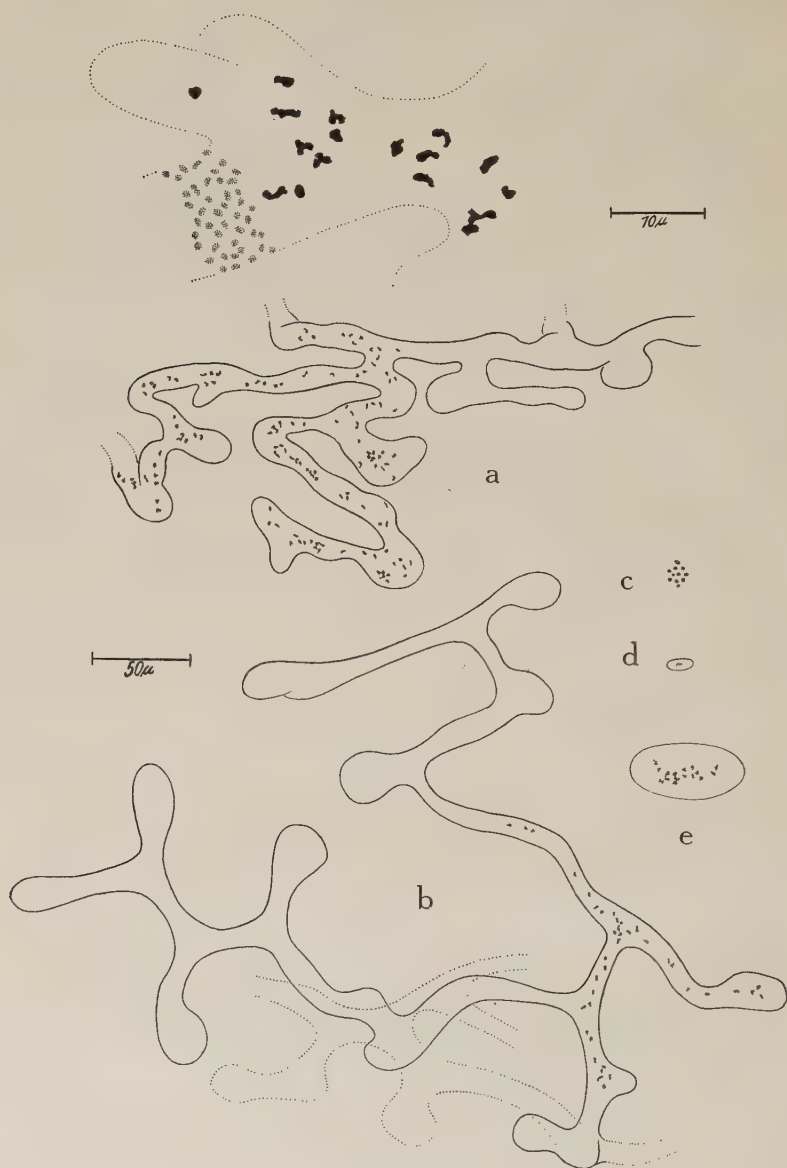


Abb. 68.

$8 X + 60 A$  usw. (Abb. 19, 67); im Weibchen ist das Verhältnis  $2 X + 20 A$ . Die höchsten Zahlen finden sich in den riesenhaften verästelten Kernen der Speicheldrüsen, wo im Männchen mindestens  $512 X + 20 \cdot 512 A$ , wahrscheinlich auch  $1024 X + 20 \cdot 1024 A$  vorkommen. Solche Zahlen lassen sich freilich nur mehr abschätzen; die Kerne mit niedrigeren Chromosomenzahlen sind für eine genaue Untersuchung aber so günstig, daß sichere Feststellungen möglich sind; auch an den größten Kernen sind wenigstens die X-Chromosomen der Größenordnung nach zählbar. Außer diploiden Somakernen gibt es also auch in verschiedenem Ausmaß polyploide: die Kerne des Tracheenepithels sind diploid oder tetraploid, die Kerne der Fettkörperzellen tetra-, okto- und 16-ploid, der Oenocyten bis 128-ploid, der Hodensepten und Hodenwandung 16- und 32-ploid usw. Mit der verschiedenen Chromosomenzahl verändert sich die Kerngröße in der Weise, daß mit dem Steigen der Chromosomenzahl das Kernvolumen ansteigt. Dementsprechend sind die größten Kerne die der Speicheldrüsen, die 1024-ploid und wohl zum Teil auch 2048-ploid sind (Abb. 68).

Ein genauer Einblick in das Verhältnis von Chromosomenzahl zu Kernvolumen ist noch nicht möglich, da jene Kerne, an denen die Chromosomenzählung am sichersten gelingt, nicht kugelig sind, die Messung ihres Volumens daher nicht exakt möglich ist. Dazu kommt, daß die eu- und heterochromatischen Chromosomen der Ruhekerne zwar ungefähr das gleiche Volumen wie während der Mitose besitzen, aber dennoch solche Unterschiede in der Ausbildung zeigen, daß eine genaue Feststellung der Größenrelation unsicher wird. Ob diese Größenveränderungen der Chromosomen durch wirkliche Schwankungen der Chromatinmasse oder durch verschiedene Auflockerung der Chromosomen

---

Erklärungen zu Abb. 68

*Gerris lateralis*, Männchen. *a*, *b* Teile der verästelten Kerne aus der Speicheldrüse; in *a* links und *b* rechts sind die X-Chromosomen eingezeichnet (in *b* ein außerhalb der Bildebene liegender Kernabschnitt punktiert dargestellt). *c* I. Metaphase, *d* diploider Tracheenepithelkern, *e* 32-ploider Kern aus einem Malpighischen Gefäß zum Größenvergleich. Diese Figuren sind viel schwächer als die der Abb. 67 vergrößert! (Maßstab links). — Oben: ein kleiner Teil eines Speicheldrüsenkerns, links im Oberflächenbild mit den Autosomen, rechts die X-Chromosomen dargestellt; zugehöriger Maßstab rechts (schwächer als Abb. 67 vergr.). — Nach

GEITLER.

zustande kommt, läßt sich im einzelnen noch nicht sicher klären; für manche Kerntypen ist der eine, für andere der andere Vorgang wahrscheinlich. Demnach ist es auch nicht möglich zu entscheiden, ob sich proportional zur Chromosomenzahl das Volumen oder die Oberfläche des Kerns ändert.

Diese Feststellungen werfen ein besonderes Licht auf das Problem des „rhythmischen Kernwachstums“ (JACOB), worunter ursprünglich die Tatsache verstanden wurde, daß die Volumina verschiedener Kerne keine gleitende Reihe bilden, sondern sich wie  $1 : 2 : 4 : 8 \dots$  verhalten; später wurden auch andere Zahlenreihen gefunden (vgl. BAUER 1937). Die rein spekulative Annahme JACOBs, daß das Wachstum der Kerne auf synchroner Vervielfachung kleinster Bausteine, der hypothetischen Protomeren HEIDENHAINS beruhe, wurde durch die realere Anschauung G. HERTWIGS (1935) ersetzt, derzufolge die Einheiten der Vervielfältigung Chromonemata wären.

HERTWIG unterschied neben den „gewöhnlichen“ Chromosomen mit einem Chromonema dimere, tetramere usw. mit zwei und mehreren Chromonemata. Die einzige tatsächliche Begründung boten die Riesenchromosomen der Dipteren. Gerade diese sind aber für die Feststellung, daß das Kernvolumen sich proportional zu der Chromonemenzahl verhält, nicht günstig, da sich die Anzahl der Chromonemen oder der Einzelchromomeren in den Aggregaten nicht mit Sicherheit feststellen läßt (tatsächlich stimmen auch die Messungen HERTWIGS mit den ihm vorgelegenen Zahlen — die allerdings unter der falschen Voraussetzung der ausschließlich peripheren Lage der Chromonemata festgesetzt wurden, also zu niedrig sind —, nicht überein). Außerdem besitzen die Chromonemata und Chromomeren, wie erwähnt, offenbar selbst Wachstum durch Substanzvermehrung, was sich in der Kerngröße ausdrücken muß. Wenn die Einzelchromosomen (die Chromonemata) tatsächlich wachsen, die Chromosomenzahl aber zur Kernoberfläche proportional ist, so würde diese Beziehung für die Beobachtung wieder verschleiert werden. Selbst wenn die Chromosomenzahl genau feststellbar wäre und sich eine Übereinstimmung mit dem Kernvolumen ergäbe, wäre dieses Ergebnis nicht eindeutig, wenn nicht das Eigenwachstum der Chromosomen als bekannte Größe eingesetzt werden könnte. Die Schwierigkeiten, die einer sicheren Deutung des rhythmischen Kernwachstums entgegenstehen, sind also sehr groß.

Im allgemeinsten Sinn ist die von HERTWIG gebildete Vorstellung dimerer, tetramerer usw. Chromosomen kaum haltbar, wenn sie auch aus dem ihm vorgelegenen Tatsachenmaterial, den Dipterenkernen, verständlich erscheint. Eben die Dipterenkerne bilden einen Sonderfall dadurch, daß die Chromosomen somatische Synapsis zeigen. Die allgemein wesentliche Tatsache besteht nicht darin, daß beim Kernwachstum mehrwertige Chromosomen (Chromosomen- oder Chromonemenbündel) entstehen, sondern daß die Kerne ihre Chromosomen als ganze vermehren, also polyploid werden. Bei den Dipteren ist diese echte Polyploidie dadurch verdeckt, daß somatische Paarung der Homologen besteht; bei den Wanzen, denen die somatische Paarung fehlt, ist die Polyploidie unmittelbar sichtbar. Das Gemeinsame beider Fälle besteht in dem Polyploidwerden der Kerne, der Unterschied, der jedoch nur habituell ist, liegt in dem Vorhandensein oder Fehlen der somatischen Paarung. Der allgemeinere Fall ist der der Wanzen.

Weshalb bei den Dipteren somatische Paarung vorhanden ist, läßt sich in ganz bestimmter Weise erklären (GEITLER 1938). Zwischen den größten Schleifenkernen und den kleinsten scheinbar „körnig“ gebauten Kernen der Dipteren lassen sich sämtliche Übergänge beobachten (Abb. 69, GEITLER 1934). Auch in den kleinsten Kernen, die zunächst als eine regellose Ansammlung von „Körnchen“ erscheinen, kann man an einzelnen klaren Stellen erkennen, daß mit Chromomeren (oder Sammelchromomeren) besetzte Chromonemata vorliegen. Diese kleinsten Kerne sind, wie sich ohne weiteres aus den Mitosen feststellen läßt, diploid. Sie enthalten, wie, freilich auffallender, auch die größeren Kerne, gestreckte Chromonemata, und unterscheiden sich von den größeren und größten Kernen nur dadurch, daß die Chromonemata in diploider Zahl vorhanden sind und geringere Größe besitzen (sowohl die Chromomeren sind kleiner wie auch die achromatischen Zwischenstücke sind kürzer als in den Speicheldrüsenkernen).

Der gestreckte Zustand der Chromosomen, d. h. ihre Ausbildung als Chromonemata — als deren Folge der Chromomerenbau deutlich in Erscheinung tritt — ist allgemein die notwendige Voraussetzung der Paarung, welche in einem dichten Sichaneinanderlegen der homologen loci, oder materiell ausgedrückt, der Chromomeren, besteht. Daher erfolgt die Paarung gewöhnlich



nur in der meiotischen Prophase, d. h. im Zustand der maximalen Streckung der Chromosomen. In den Kernen der Dipteren sind nun die Chromosomen überhaupt als gestreckte Chromonemata ausgebildet und deshalb sind sie zeit-

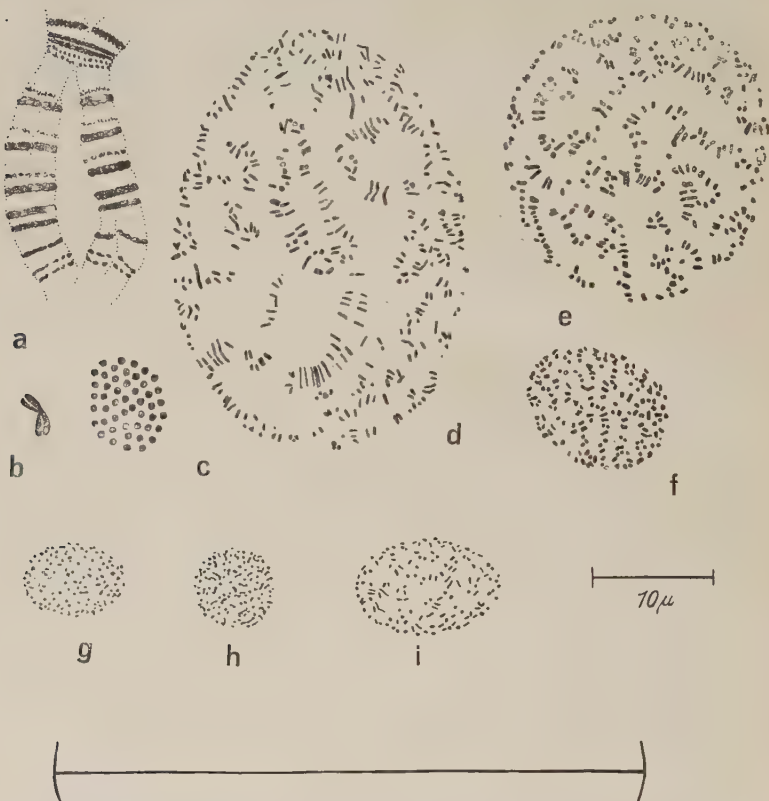


Abb. 69. Übersicht über den Kernbau bei einer Diptere. *Simulium* sp., nicht ganz ausgewachsene Larve. *a* Teil eines Chromosomenpaares aus einem Schleifenkern der Speicheldrüse; der Doppelbau der Partner stellenweise erkennbar (vgl. 1934a, Abb. 7). *b* Chromosomenpaar in einer früheren Metaphase aus dem Gehirn. *c* Flächenbild der größten heterochromatischen Querscheibe eines Partners aus einem Speicheldrüsenkern: 48 Chromomeren erkennbar. *d*—*f* verschieden große Kerne aus dem Darmtraktus (*g*, *i* aus dem Fettkörper, *h* aus dem Gehirn [*d*—*i* aus GEITLER, 1934a]); die Chromozentren, welche einzelnen Scheiben der Paare in den Schleifenkernen entsprechen, sind nicht dargestellt). Die Linie (unten) stellt den Durchmesser eines der größten kugeligen Schleifenkerne der Speicheldrüse dar. — Essigkarmin; nach GEITLER.

lebens gepaart. Daß der gestreckte Zustand verwirklicht ist, kann man an dem Chromomerenbau der Ruhekerne sehen; daß Paarung vorhanden ist, folgt aus dem Verhalten in der frühen somatischen Prophase, in der die Chromosomen von Anfang an als Paare auftreten, — vielfach ist die Paarung so eng, daß scheinbar einheitliche „Chromosomen“ in haploider Zahl vorhanden sind.<sup>1)</sup>

Die Richtigkeit dieser Auffassung der Zusammenhänge ergibt sich auch aus dem Vergleich mit den Heteropteren. Hier sind die Chromosomen wie in allen anderen Fällen nicht somatisch gepaart. Sie sind aber auch nicht als gestreckte, entspiralisierte Chromonemata ausgebildet, sondern im wesentlichen in mitotischem, also spiralisiertem Zustand vorhanden (Abb. 19, 67, 68). Dies ergibt sich nicht nur aus ihrem äußerlichen Bau (besonders der heterochromatischen kompakten Chromosomen), sondern auch aus dem inneren Aufbau der euchromatischen Autosomen mancher Kerntypen: solche Autosomen sind aufgelockert und zeigen in einer schwach färbbaren Grundsubstanz stark färbbare Körnchen, die Sammelchromomeren darstellen; diese liegen völlig regellos, jedenfalls nicht linear; das an sich unsichtbare Chromonema bildet also offenbar eine lockere, unregelmäßige Spirale. — Wie bei den Wanzen verhalten sich anscheinend auch die Kerne mancher anderer Tiere.

Dieser Typus ist eigentlich nur graduell von dem der Dipteren, der eigentlichen Chromozentrenkerne und der sog. retikulären Kerne nach Art von *Tradescantia* unterschieden, indem es sich um verschiedene Spiralisierung und Heterochromasie handelt. Solche Kerne sind einer näheren Analyse besonders zugänglich, da sich an ihnen, im Unterschied zu den Dipterenkernen und erst recht zu den Kernen der Vertebraten, an welchen die meisten vergleichenden Messungen der Kernvolumina gemacht wurden, die Polyploidiestufe mit Sicherheit feststellen läßt.

<sup>1)</sup> PAINTER & GRIFFEN meinen, daß die Chromosomen in den jüngsten Ausgangskernen der Speicheldrüsen noch nicht gepaart sind, sondern sich erst später während der Entwicklung zu den Schleifenkernen paaren. Die einzige Stütze für diese Auffassung liegt in der Art des Doppelbaus der Partner in den ausgewachsenen Schleifenkernen (getrennte Umeinanderwindung der Hälften jedes Partners für sich). Dies kann aber ebensogut auch unter der Annahme vorhandener Paarung verstanden werden (vgl. GEITLER 1938).

Über die Entstehung der Polyploidie bei den Wanzen ist nichts Beweisendes bekannt. Meine früher (1937) geäußerte Meinung, daß sie auf Restitutionskernbildung beruht, ist durch die Schwierigkeit sich den Ablauf solcher Vorgänge beim Wachstum der großen, verästelten Speicheldrüsenkerne vorzustellen, unwahrscheinlich geworden. Vor allem zeigen die Verhältnisse bei den Dipteren, daß Längsteilung der Chromosomen ohne Spindelbildung tatsächlich vorkommt: FROLOWA stellte — entgegen ihrer früheren Auffassung — für *Drosophila*-Arten fest, daß sich die Speicheldrüsenkerne aus gewöhnlichen diploiden Kernen entwickeln, und PAINTER & GRIFFEN verfolgten schrittweise das Wachstum der Speicheldrüsenkerne von *Simulium*. Zudem hat es BERGER für *Culex* sehr wahrscheinlich gemacht, daß die ohne Spindelbildung ihre Chromosomen vermehrenden Kerne sich im polyploiden Zustand wieder mitotisch teilen können.<sup>1)</sup> Auch bei den Wanzen treten polyploide Mitosen auf (GEITLER 1937a); sie können aber keinen Beweis mehr dafür abgeben, daß die polyploiden Mutterkerne mitotisch entstanden sind.

Die mitgeteilten Tatsachen und Verknüpfungen von Tatsachen zeigen, daß die Erscheinung des rhythmischen Kernwachstums nicht allein durch vergleichende Messungen der Kernvolumina, sondern wesentlich durch morphologische Strukturanalysen dem Verständnis näher gebracht wird. Die Erscheinung der „inneren Teilung“ stellt sich nunmehr etwas anders dar als noch vor kurzer Zeit. Die Sachlage läßt sich kurz folgendermaßen kennzeichnen: das Wachstum der Kerne<sup>2)</sup> erfolgt unter Längsteilung der Chromosomen, also unter Polyploidwerden des Kerns; spiralisierte Chromosomen bleiben frei im Kern erhalten (Wanzen u. a.), die Entspiralisierung der Chromosomen bei den Dipteren hat somatische Paarung und daher in polyploiden Kernen Bildung von Chromosomenbündeln zur Folge.

In diesem Zusammenhang bleibt noch die Bezeichnung der Schleifenkerne als „permanentes Spirem“ (DARLINGTON) zu erörtern. Soweit diese Ausdrucksweise nur besagen will, daß die Chromosomen gestreckt sind, daher Chromomerenbau zeigen

<sup>1)</sup> Polyploide Mitosen wurden bei Dipteren schon früher festgestellt (vgl. FROLOWA 1926, 1929).

<sup>2)</sup> natürlich nicht jedes Wachstum jedes Kerns.

und im Kern Knäuelform annehmen, ist gegen sie nichts einzuwenden. In diesem Sinn wären aber alle Dipterenkerne als permanente Spireme zu bezeichnen. Funktionell handelt es sich jedenfalls nicht um Prophasekerne, sondern um typische Ruhekern (Arbeitskerne). Gerade unter Betonung dieses Umstands wird die Tatsache der inneren Teilung funktionell verständlich: im Gegensatz zur Mitose, welche die trophischen Aktionen unterbricht, können im Fall der Chromosomenvermehrung ohne Spindelbildung die funktionellen Leistungen des Kerns während seines Wachstums ungestört weitergehen.

---

## 5. Kapitel

### Chemie und Physik; submikroskopischer Feinbau

Die physikalisch-chemischen Kenntnisse über die Chromosomen sind im Vergleich zu den morphologischen und zytogenetischen gering und vielfach unsicher, zum Teil sind sie auch rein hypothetisch. Die Gründe hierfür brauchen nicht näher auseinanderzusetzen zu werden. Die folgende Darstellung bringt eine Übersicht, welche, um längere Wiederholungen zu vermeiden, die in anderem Zusammenhang bereits erwähnten Tatsachen nur kurz behandelt. Für die allgemeinen chemisch-physikalischen Erkenntnisse, die keinen unmittelbaren Bezug auf den Chromosomenbau haben, sei auf die Zusammenfassungen von SCHAEDE 1929, KIESEL 1930 und MILOWIDOW 1936 verwiesen.

„Chromatin“ ist heutzutage kein chemischer, sondern ein morphogenetischer Begriff, der im wesentlichen soviel wie Chromosomensubstanz, bzw. die im Ruhekern vorhandene Substanz, die sich in Chromosomen umbilden kann, bedeutet (BOVERI). Die zahlreichen älteren Versuche, auf Grund von Färbungen mit Anilinfarbstoffen und Hämatoxylin das Chromatin zu charakterisieren und verschiedene chemische Arten von Chromatin zu unterscheiden, sind überholt und brauchen nicht mehr behandelt zu werden (vgl. v. MÖLLENDORF 1924, E. & G. HAMMARSTEN & TEORELL).

Nur eine Färbungsmethode, allerdings von ganz anderer Art, ist von Bedeutung geworden. Es ist dies die FEULGEN-ROSSENBECK'sche Nuklealreaktion mittels schwefligsaurem Fuchsin nach Hydrolyse in HCl (FEULGEN-ROSSENBECK 1924, FEULGEN 1926). Durch sie läßt sich, wie nunmehr wohl allgemein angenommen wird, die für das Chromatin bezeichnende Nukleinsäurekomponente, die Thymonukleinsäure, im mikroskopischen Bild nachweisen, sofern methodische Fehlerquellen ausgeschaltet



werden (BAUER 1932, SHINKE & SHIGENAGA 1933, BRACHET 1936, SCHAEDE 1936, MILOWIDOW 1936).<sup>1)</sup>

CASPERSSON hat zum mikroskopischen Nachweis der Nukleinsäure eine andere Methode ausgearbeitet. Sie beruht auf der Ultraviolettabsorption der Nukleinsäure in Kombination mit bestimmten Verdauungsversuchen, und gestattet anscheinend eine verhältnismäßig genaue Messung der vorhandenen Mengen.

Es ist bemerkenswert, daß beide Methoden im wesentlichen übereinstimmende Ergebnisse zeigen. Die vollentwickelten Chromosomen sind — abgesehen von den primären und sekundären Einschnürungen — einheitlich nukleal, in den Prophasechromosomen und den Riesenchromosomen der Dipteren-Schleifenkerne sind nur die Chromomeren nukleal, die Zwischenfäden anukleal, nach der Feulgenmethode erscheinen die Zwischenstücke sehr schwach nukleal (vgl. auch Kapitel III 2—4). CASPERSSON (1936) gibt ferner an, daß der Nukleinsäuregehalt während der Prophase zunimmt.

Wichtig ist, daß nicht alle Chromosomen aller Entwicklungsstadien positive Nuklealreaktion ergeben. Nach BAUER (1933) verhalten sich nicht nur die stark aufgelockerten Chromosomentetraden in wachsenden Eizellen mancher Insekten anukleal (oder fast anukleal), für die dieses Verhalten begreiflich erscheint und auch von KOCH, BRACHET 1929, HIBBARD, LUDFORD, HARVEY, FAULKNER, MUKERJI und GRESSON angegeben wurde,<sup>2)</sup> sondern ebenso auch die kompakten Chromosomen älterer Oocyten, die sich z. B. mit Heidenhains Hämatoxylin stark färben. „Es müssen in ihnen also andere als nukleinsäure Stoffe vorhanden sein, die die Färbbarkeit nach Hämatoxylin ermöglichen. Diese Befunde beweisen, daß in den wachsenden Chromosomen Änderungen der Stoffzusammensetzung auftreten“ (BAUER 1933).

Außer diesen Veränderungen sind vielleicht noch andere während des Formwechsels der Chromosomen vorhanden, die sich allerdings durch mikrochemische Reaktionen nicht nachweisen lassen. Die Thymonukleinsäure kommt in zwei Modi-

<sup>1)</sup> Die chemische Formel der Thymonukleinsäure lautet nach LEVENE & LONDON  $C_{39}H_{51}N_{15}P_4O_{25}$  (vgl. im übrigen MILOWIDOW).

<sup>2)</sup> Auch bei der Grünalge *Nitella* ist das Chromatin manchmal anukleal (WALTHER). Mit den höheren Pflanzen übereinstimmend verhält sich *Spirogyra* (GEITLER 1935 b, SUEMATSU 1936).

fikationen vor, deren eine sehr leicht, die andere kaum gelatinierbar ist. Nach der wahrscheinlichen, aber nicht beweisbaren Annahme KIESELS und MILOWIDOWS (1932) geht während der Mitose die eine in die andere über; d. h. in den mitotischen Chromosomen würde die erstere überwiegen, im Ruhekern, der ja vorwiegend Solcharakter besitzt, die andere.

Die Chromozentren der Ruhekerne geben naturgemäß kräftige Nuklealreaktion. In den Fällen, wo sie sich mit wechselnder trophischer Funktion und mit dem Wachstum der Zellen verändern (bei Pflanzen in Gallenzellen, Drüsenzellen, Trichocyten), läßt sich auch eine Veränderung des Nukleinsäuregehalts nachweisen (MILOWIDOW 1936). Für die Vorderdarmdrüse von *Helix* hat CASPERSSON gezeigt, daß der Nukleinsäuregehalt mit den verschiedenen Funktionsstadien wechselt. Wie die Zusammenhänge im einzelnen sind, ist allerdings noch ganz unbekannt, da eine aufschlußreiche morphologische Strukturanalyse der Kerne fehlt. Die beträchtliche Größe dieser Kerne macht es in Analogie zu den tierischen Riesenkernen (Wanzen, Dipteren) wahrscheinlich, daß die Kerne polyploid werden, sei es durch Verschmelzung — was aber für einige Fälle bestritten wird —, sei es durch „innere Teilung“. Trifft dies zu, so ist zwar der Nukleinsäuregehalt des Kerns absolut gestiegen, jedoch dadurch, daß die ihn aufbauenden Elemente, die Chromosomen, vermehrt wurden. In Fällen, wo die Chromozentrenbildung reversibel ist (*Drosera*-tentakel u. a.), muß es sich allerdings um andere Vorgänge handeln.

Eine einzige Untersuchung in dieser Richtung liegt von YAMPOLSKY vor, der die Entwicklung der großen Ovarialhaare von *Mercurialis annua* verfolgte und dabei auch physiologische Vergleiche mit den Speicheldrüsenkernen und -zellen zieht. Die Kerne dieser Pflanze enthalten Chromozentren, doch schwankt ihre Zahl — wohl infolge von Sammelchromozentrenbildung — so stark, daß eine tatsächliche morphologische Analyse mit dem oben angegebenen Ziel (das YAMPOLSKY auch gar nicht verfolgt) ausgeschlossen ist. In den Kernen der heranwachsenden Haare läßt sich nur feststellen, daß die Chromozentren bei gleichbleibenden Zahlenschwankungen größer werden.

Das sog. Eliminationschromatin der Lepidopteren, das in den Reifeteilungen im Äquator zurückbleibt, gibt keine positive Feulgenreaktion, besteht also aus einer thymonukleinfreien Substanz (BAUER 1932, FROLOWA 1935). Die Annahme, daß es sich

überhaupt nicht um eine Abgabe von Substanz, die mit den Chromosomen verbunden ist, sondern etwa um eine Veränderung des Spindelmittelteils handelt, läßt sich dadurch widerlegen (FROLOWA), daß die Eliminationssubstanz schon vor der Metaphase an den Chromosomentetraden sichtbar ist. Möglicherweise sind diese Vorgänge mit dem Abwerfen der „Wollfädchen“ an den Chromosomen von *Alydus* (Heteroptere) verwandt (REUTER), das sich jedoch nicht in der Metaphase, sondern in der mittleren Prophase abspielt.

Außer der Nukleinsäurekomponente besteht das Chromatin nach der geläufigen Vorstellung aus Proteinen und wohl aus Lipoiden. SHINKE & SHIGENAGA (1933) meinen, daß das Chromonema Nukleoproteine und Lipotide enthält, die Matrix aber aus Lipoiden mit oder ohne Proteine besteht. NAKAMURA (1937) betont jedoch, daß sich etwas Sicheres über die chemische Natur der Matrix überhaupt nicht aussagen läßt. Die interchromomeren Stücke der Riesenchromosomen bestehen nach CASPERSSON und BARIGOZZI aus Proteinen. Mikroveraschung gewöhnlicher Chromosomen (UBER, FUNOAKA & OGATA, SCOTT) und der Riesenchromosomen (BARIGOZZI) ergibt reichlich mineralische, phosphatische und nichtphosphatische, Rückstände (vgl. auch KIESEL und MILOWIDOW 1936; daselbst die ältere Literatur über „Chromatin“ und „Achromatin“ — Linin —).

WRINCH nimmt an, daß die Chromosomen aus Polypeptidketten (Protamine, Histone), die zu Micellen zusammentreten, aufgebaut sind, wobei die Nukleinsäure mit den basischen Gruppen der Polypeptidmoleküle ein Nukleat bildet. Die weiteren Vorstellungen, daß die Nukleinsäure senkrecht zu den Hauptvalenzketten der Eiweißmoleküle angeordnet ist, wodurch bei der Vierwertigkeit der Thymonukleinsäure vier Ketten zusammengehalten werden würden, daß die Eiweißnukleate bei Schwankungen des  $p_H$ -Werts verschiedene Gruppierungen annehmen, daß die Glieder der Eiweißketten beliebig vertauschbar sind und hierauf der Genaustausch beruht, sind rein hypothetisch. Derartige Ansichten über den Chemismus der Gene, die auch KOLTZOFF (1928), DEMEREC (1933) und HAASE-BESSELL (1936) geäußert haben, erscheinen reichlich verfrüht.

Gesichert ist dagegen der Micellbau, und dies nicht nur aus allgemeinen Analogiegründen, sondern vor allem auf Grund des Verhaltens der Chromosomen im polarisierten Licht. Wie

SCHMIDT an verschiedenen Objekten gezeigt hat (1928—1937), besitzt das Chromatin unter Umständen Doppelbrechung und ist aus optisch einachsigen, negativ doppelbrechenden Micellen aufgebaut zu denken.<sup>1)</sup> Daß sich dieses Verhalten zur Aufklärung des Spiralbaus heranziehen läßt, wurde bereits gezeigt (Kap. III 2) (KUWADA & NAKAMURA 1934, NAKAMURA 1937). Im einzelnen bestehen noch mancherlei Unklarheiten: während SCHMIDT (1936) beobachtete, daß die an lebenden Anaphasechromosomen sichtbare Doppelbrechung bei Alkoholbehandlung verschwindet, konnte NAKAMURA (1937) gerade durch Alkoholbehandlung die Doppelbrechung deutlich machen (KUWADA — 1937 — meint dazu, daß durch die Entquellung die regelmäßige Orientierung der Micelle gefördert wird); ferner sah SCHMIDT (1928, 1932) die Doppelbrechung bei Behandlung mit kochendem Wasser verschwinden, während sie in den Versuchen von NAKAMURA (1937) erhalten blieb und ihren Charakter nicht änderte. ULLRICH fand die Chromomerenaggregate der Riesenchromosomen nur in fixiertem oder abgestorbenem Zustand doppelbrechend.

Nach diesen Befunden bleibt es noch unklar, in welcher Beziehung Entquellung und Verquellung zum Micellarbau stehen. Diesbezügliche Vorstellungen von WRINCH sind völlig hypothetisch. Eine nicht geringe Schwierigkeit für die Beschreibung der Quellungs- und Entquellungsvorgänge überhaupt liegt in der Unklarheit der Begriffe Chromonema und Matrix (Kap. III 4). Feststehend ist, daß die lebenden Chromosomen festgelatinöse, elastische und stark viskose Körper sind und in entsprechenden Reagentien leicht verquellen (CHAMBERS & SANDS, CHAMBERS 1924, 1925, LEWITSKY 1927, STROHMEYER 1935; vgl. auch GRAY). Untersuchungen mit der Zentrifuge zeigen, daß sie, wie zu erwarten, ein verhältnismäßig hohes spezifisches Gewicht besitzen (LILLIE, MOTTIER, NEMEC 1915, SCHAEDE 1930). Während der Prophase erfolgt vielleicht eine natürliche Entquellung (SCHAEDE 1926, 1929, KIESEL, SMALL); nach BELAR (1930) spricht hierfür die Zunahme der Lichtbrechung, die Abnahme des Volumens — die allerdings kaum exakt feststellbar ist — und die Zunahme der Fixierungsstabilität. Zum Teil spielt bei diesen

---

<sup>1)</sup> Eine ausführliche Schilderung erübrigt sich, da in der vorliegenden Sammlung eben eine monographische Darstellung erschienen ist (SCHMIDT 1937).



Veränderungen aber auch die, von BELAR nicht berücksichtigte Spiralisierung mit.

In Beziehung zum Wassergehalt steht die vitale Sichtbarkeit der Chromosomen bzw. der Chromatinstrukturen des Ruhekerns. Der Quellungsgrad hängt *ceteris paribus* vom  $p_H$ -Wert ab. Im einzelnen bestehen aber auch hierüber Meinungsverschiedenheiten. YAMAHA & ISHII geben an, daß in hinreichend konzentrierten Pufferlösungen die Chromosomen bei jedem  $p_H$ -Wert vital sichtbar sind, während sie nach KUWADA & SAKAMURA (1924), SAKAMURA (1927) und KUWADA (1937) bei einer bestimmten H-Jonenkonzentration unsichtbar werden. Bemerkenswerterweise herrschen im Wassergehalt der Chromosomen bei nahe verwandten Arten spezifische Unterschiede: während sie bei den meisten Heuschrecken in der meiotischen Prophase stärker lichtbrechend als der Kernsaft sind (BELAR 1930), sind sie in anderen Fällen wasserreicher und unsichtbar (CHAMBERS 1924). In solchen Fällen können sie durch Anstich, der Entquellung hervorruft, sichtbar gemacht werden. Allgemein können in scheinbar homogenen Kernen reversible Entmischungen hervorgerufen werden (STRUGGER 1930, KUWADA 1932); sie ergeben zum Teil ganz bestimmte Strukturen, womit eine wichtige Stütze für die genetisch und morphogenetisch geforderte Inhomogenität des Ruhekerns gegeben ist (ZEIGER, vgl. auch RIES).<sup>1)</sup>

Untersuchungen über den isoelektrischen Punkt in Chromosomen wurden mehr nebenbei anlässlich anderer Fragestellungen unternommen; die einander teilweise widersprechenden Angaben sind noch wenig befriedigend (PISCHINGER, DRAWERT, RIES); manche Mitteilungen krankten an der zu wenig präzisen Fassung der morphologischen Strukturen und der Artefaktbildung. Von besonderem Interesse in dem hier behandelten Zusammenhang ist die Beobachtung, daß sich die Chromosomen vital färben lassen, wenn gleichzeitig Entmischung — die aber reversibel ist — erfolgt (RIES).<sup>2)</sup> Es zeigte sich dabei an der Epidermis vom

<sup>1)</sup> Über Fixierungswirkung im allgemeinen siehe Kap. III 4; vgl. auch GRAY.

<sup>2)</sup> Die früher herrschende Meinung (vgl. BECKER 1936), daß die Vitalfärbung der Chromosomen früher oder später zum Tode führen muß, also gewissermaßen der Beginn des Absterbens ist, ist dadurch überholt.



Axolotl, daß die Chromosomen verschiedener Zelltypen verschieden reagieren; allerdings bleibt es noch fraglich, ob nicht bloß eine sekundäre, durch die Reaktion des umgebenden Plasmas hervorgerufene Wirkung vorliegt; eine Verschiedenheit des isoelektrischen Punktes konnte in diesen Fällen nicht bewiesen werden.

Was die Oberflächenladung der Chromosomen anlangt, so wird angenommen, daß sie negativ geladen sind, in der Anaphase aber positiv umgeladen werden (vgl. WILSON 1925, 1933, ZIRKLE 1928, KOLLER 1934b).<sup>1)</sup> Die von DARLINGTON zur Erklärung der mitotischen Bewegungen, der Paarung und Terminalisation, gemachten Sonderannahmen (vgl. auch KOLLER 1934b) sind insofern wenig förderlich, als sie aus dem zu erklärenden Bewegungsverhalten abstrahiert wurden.

---

Im ganzen ist das Bild, das sich z. Zt. vom chemisch-physikalischen Aufbau der Chromosomen entwerfen läßt, noch unvollkommen und unbefriedigend. Die Ursache liegt nicht nur in den bedeutenden methodischen Schwierigkeiten, die solchen Untersuchungen im Vergleich zu morphologischen entgegenstehen, sondern auch darin, daß die Chromosomen bisher vorwiegend vom Standpunkt der Vererbungslehre als „Genträger“ untersucht wurden. In dieser Hinsicht ist ein gewaltiges, in sich völlig geschlossenes, die Genlehre und die Chromosomenmorphologie umfassendes Gebäude entstanden, das kaum seinesgleichen hat. Dies war aber verhältnismäßig leicht erreichbar, weil die Genetik in ihrer bisherigen Form wesentlich in einem sinnvollen In-Beziehung-Setzen statistischer Daten bestand; als Unterlage war die morphologisch-deskriptive Zytologie völlig ausreichend. Solange die Physiologie des Gens nicht ernstlich in Angriff genommen wird, bleibt auch die Frage nach dem chemischen Aufbau der Chromosomen ohne wesentliches Interesse. Ansätze zu einer physiologischen Genetik sind bereits vorhanden. Die zukünftige Forschung wird diese Gedankenrichtung fortsetzen, und damit wird auch der Chromosomenbau eine andersartige vertiefte Behandlung erfahren.

---

<sup>1)</sup> Elektrische Ladung wurde schon von LILLIE und HARDY zur Erklärung der abstandsgleichen Anordnung der Chromosomen in der Metaphase und der Chromosomenbewegungen angenommen.

## 6. Kapitel

### Zusammenfassung und Ausblick

---

Überblickt man die dargestellten Ergebnisse, so erhebt sich die Frage: welche Angaben gehören zu den gesicherten, bleibenden Erkenntnissen, welche werden nach besserer Einsicht früher oder später überholt werden?

Zum bleibenden Bestand sind die deskriptiven Angaben über die äußere Morphologie der Chromosomen zu rechnen. Sie stellen im Grunde genommen eine Vertiefung und Erweiterung der Kenntnisse über die als „Chromosomenindividualität“ zusammengefaßten Erscheinungen dar. Das Chromosom besitzt also eine bestimmte Gliederung in der Längsrichtung.

Ein Merkmal dieser Gliederung ist die Heterochromasie. In deskriptiver Hinsicht ist hierüber das grundsätzlich Wichtige bereits geleistet; weitere Forschungen können nur noch Ergänzungen bringen. Das allgemeine physiologische Problem der Heterochromasie ist dagegen noch nicht gelöst und auch noch kaum zu lösen versucht worden.

Nur eine Seite des Problems ist in Angriff genommen worden, nämlich die genetische. Der angenommenen Genarmut im Heterochromatin entspricht das „Zusammenschrumpfen“ der heterochromatischen Chromosomenabschnitte in den Schleifenkernen von *Drosophila* auf eine Größe, die ihrem — geringen — Chromomeregehalt proportional ist. Obwohl es ausgeschlossen scheint, daß es sich hierbei um einen Zufall handeln kann, bleibt es doch noch ungewiß, wieweit Verallgemeinerungen zulässig sind. Denn bei den wenigen Blütenpflanzen und Moosen, deren Heterochromatin in der Meiose untersucht wurde (DARLINGTON, GEITLER, JACHIMSKY), enthält es nicht wenige Chromomeren; bei *Sphaerocarpus* liegen in ihm anscheinend keine lebensnotwendigen, wohl aber verhältnismäßig zahlreiche „unwichtige“ Gene (KNAPP). Jedenfalls scheint es, daß die heterochromatischen Chromo-

somenabschnitte in genetischer Hinsicht „zweitrangig“ sind, und es ist denkbar, daß sie phylogenetische Rudimente darstellen; allerdings Rudimente, die wohl eine bestimmte physiologische, vielleicht trophische Funktion besitzen.

Eben über diese Seite des Problems liegen erst gelegentliche Beobachtungen vor (TINNEY, JACHIMSKY an Lebermoosen). Sicher ist, daß bei *Gerris lateralis* (Heteroptere) die Chromozentren in verschiedenen Geweben verschieden ausgebildet sind, und daß dies mit der Somadifferenzierung in Zusammenhang steht (GEITLER 1937a). Untersuchungen der Embryogenese in dieser Richtung fehlen noch vollkommen; ebenso auch Beobachtungen über die Veränderungen der Chromozentren in ein und derselben Zelle bei wechselnder Funktion, also etwa in Drüsenzellen. Daß hier überhaupt morphologisch faßbare Veränderungen eintreten, ist bekannt (vgl. z. B. RIES 1937b); sie sind jedoch noch nicht nach dem jetzigen Stand der morphologischen Kenntnisse analysiert worden (dies gilt auch für die analogen Veränderungen in pflanzlichen Kernen, z. B. in den *Drosera*-Tentakeln, in von Pilzen befallenen Zellen u. dgl. mehr).

Andererseits ist nicht zu vergessen, daß es Organismen gibt, die anscheinend überhaupt kein Heterochromatin besitzen; dies ist bei den höheren Pilzen und vielleicht auch bei manchen Blütenpflanzen (*Uvularia*?) der Fall. Allerdings läßt sich nur behaupten, daß in den Ruhekernen kein Heterochromatin sichtbar wird (die gewöhnliche Definition des Heterochromatins beruht aber auf der Sichtbarkeit!). Die Sichtbarkeit hängt jedoch vielleicht mit dem Typus des Ruhekerns zusammen. Es gibt tatsächlich verschiedene, organisationsmäßig festgelegte Bautypen der Kerne. Eines der Merkmale besteht in dem Verhältnis von Chromatin (= Gesamtvolumen der Metaphasechromosomen) und Kernvolumen (Menge des Kernsafts) (vgl. MANTON). Rein phänologisch lassen sich etwa folgende Typen aufstellen: Kerne, die überhaupt homogen erscheinen, also keine Chromozentren und kein strukturiertes Euchromatin enthalten; solche, die im ganzen homogen-blasig aussehen, aber Chromozentren enthalten; solche, die neben Chromozentren auch euchromatische Strukturen erkennen lassen; und schließlich Kerne, die nur strukturiertes Euchromatin (Chromonemata) enthalten. Allerdings ist es fraglich, ob im letztgenannten Fall tatsächlich ein rein euchromatisches Chromonema vorhanden ist oder ob dieses vielleicht mit heterochromatischen

Chromomeren besetzt ist, welche das „körnige“ Aussehen des Kerns bedingen (für Dipterenkerne läßt sich dies tatsächlich zeigen, GEITLER 1934a).

Der zunächst so klar erscheinende Begriff des Heterochromatins wird durch derartige Überlegungen wieder unklarer. Die Unklarheit beginnt, wenn man die Erscheinung der Heterochromasie auf die Feinbauelemente des Chromosoms übertragen will. Eine befriedigende Klärung wird sich wohl aus dem Studium der Riesenchromosomen ergeben. Ansätze hiezu liegen in der Auffassung BAUERS über die Heterochromomeren vor.

---

Das Problem des mikroskopischen Feinbaus kann in zweifacher Hinsicht als grundsätzlich geklärt gelten: 1. es steht fest, daß die Chromosomen Spiralbau besitzen, d. h. daß der mitotische Zyklus auf Spiralisierung und Entspiralisierung des Chromonemas beruht (japanische Autoren, DARLINGTON); 2. das Chromonema besitzt Chromomerenbau, welcher in bestimmter Beziehung zur linearen Anordnung der Gene steht (hierfür ergeben vor allem die Riesenchromosomen der Dipteren glänzende Beweise).

Im einzelnen bestehen Meinungsverschiedenheiten über die Anzahl der Chromonemata je Chromatide (1, 2 oder 4) und bei Vorhandensein mehrerer über ihre relative Windungsrichtung (vgl. DARLINGTON 1935 b). Wahrscheinlich besitzen die Chromatiden Doppelbau; ein neuartiges Indizium in dieser Richtung ergibt die Tatsache, daß die Riesenchromosomen von *Simulium* je Partner zwei Chromonemabündel enthalten (GEITLER 1934a, PAINTER & GRIFFEN). Unklar ist noch der Begriff der Matrix, d. h. seine Beziehung zum Chromonema und zur „Rinde“ der Chromosomen. Daß überhaupt eine „Rinde“ wenigstens im Sinn einer Oberflächenhülle mit besonderen physikalischen Eigenschaften vorhanden ist, folgt wohl aus den Untersuchungen ZEIGERS.

Sicher ist, daß sich über den Feinbau bereits ganz bestimmte Vorstellungen bilden lassen; es ist daher nicht mehr zeitgemäß, alte und älteste Beobachtungen und Vermutungen neben neue zu reihen und alle zusammen als gleichberechtigt, also die wesentlichen Fragen noch als kontrovers hinzustellen, wie dies noch in manchen neuen zusammenfassenden Darstellungen geschieht.

---

Einen neuen Aufschwung wird in nächster Zeit wohl die phylogenetische Richtung der Chromosomenuntersuchungen und die Behandlung des Artbildungsproblems erfahren. Zunächst sind auf Grund der Analyse der Riesenchromosomen der Dipteren Ansätze zu einer exakteren Behandlung des Begriffs der homologen Chromosomen bzw. -abschnitte vorhanden. Doch fehlt noch eine wesentliche Voraussetzung für ein befriedigendes Verständnis insofern, als es noch unbekannt ist, in welcher Beziehung Veränderungen der Gene zur Veränderung der sichtbaren Struktur stehen, oder anders ausgedrückt, wie „stark“ oder welcher Art Genmutationen sein müssen, um sich in einem veränderten Chromomerenbau auszudrücken. Die Tatsache, daß in Bastarden von *Drosophila*-Arten die Paarung von Chromosomenabschnitten unterbleiben kann, obwohl die morphologisch-sichtbaren Strukturen identisch sind, zeigt wohl, daß das Paarungsverhalten ein feinerer Indikator für die genetische Homologie als die erkennbare Struktur ist.

Das Problem der Lokalisation der Gene ist durch die Untersuchung der Riesenchromosomen dahin eingeeengt worden, daß die Lage der Gene in Einzahl in den Chromomeren, nicht in den Zwischenstücken anzunehmen ist (die Versuche durch Röntgenwirkung einzelne Chromomeren auszuschalten und den genetischen Erfolg zu beobachten, sind allerdings noch gering). Dadurch ist die ältere, hypothetische Auffassung BELLINGS u. a., in den Chromomeren den Sitz der Gene zu suchen, auf eine feste Grundlage gestellt. Wie das Gen im Areal der Chromomere liegt und was ihm materiell entspricht, also der Feinbau der Chromomeren, ist noch gänzlich problematisch. Gewiß ist, daß man die Gene nicht „sehen“ kann, und wahrscheinlich bleibt auch die alte Auffassung zu Recht bestehen, daß die stark färbbare chromatische Substanz nicht die genetisch bedeutsame ist (vgl. REUTER).

---

Diese Überlegungen führen auf das Gebiet des submikroskopischen Feinbaus der Chromosomen. Ein wesentlicher Fortschritt besteht in dem Nachweis der Doppelbrechung des Chromatins. Damit ist der Grund zu der Vorstellung gelegt, daß in den Chromosomen bestimmt orientierte Kettenmolekülverbände (Micelle) vorliegen. Im einzelnen ist die polarisationsoptische Untersuchung und ihre Kombination mit chemisch-physikalischen



Versuchen noch so jung, daß sich z. Zt. kein fest umrissenes Bild entwerfen läßt. Manche Angaben über die natürlichen und künstlichen Bedingungen, unter welchen die Orientierung der Micelle vorhanden ist oder sichtbar wird, widersprechen einander.

Auf rein chemischem Gebiet ist der exakte Nachweis der Thymonukleinsäure als Fortschritt zu verzeichnen. Bemerkenswert ist, daß die mit neuartiger Methodik gewonnenen Ergebnisse CASPERSSONS zu den mittels der Feulgen-Reaktion erhaltenen im wesentlichen stimmen: ausschließlich oder hauptsächlich nukleal sind die Chromomeren.

Es könnte scheinen, daß der physikalisch-chemischen Richtung der Chromosomenforschung, die bisher hinter den anderen Forschungsgebieten zurückgeblieben ist, die führende Rolle in der nächsten Zeit zukommen wird. Wahrscheinlich wird es sich in diesem Fall so wie auf anderen biologischen Teilgebieten verhalten: nur bei richtiger Verwendung der physikalisch-chemischen Kenntnisse und ihrem richtigen Einbau nach den Bedürfnissen rein biologischer Fragestellungen, also unter betonter Vorherrschaft dieser, wird sich eine sinnvolle Synthese ergeben. In dieser Hinsicht ist als nächstes Erfordernis die physiologische Untersuchung des Chromosomenbaus anzusehen; die sichere Grundlage hierfür bietet die Morphologie, deren Erkenntnismöglichkeiten, trotz vieler endgültiger Erfolge, noch lange nicht erschöpft erscheinen.

---

## Schriftenverzeichnis

---

- ABELE, K., 1936. Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung in dem primären Meristem. *Protoplasma* **25**.
- AGAR, W. E., 1911. The spermatogenesis of *Lepidosiren paradoxa*. *Quart. J. Micr.* **57**.
- AGAR, W. E., 1912. Transverse segmentation and internal differentiation of Chromosomes. *Ebenda* **58**.
- AGAR, W. E., 1920. Cytology, with special reference to the metazoan nucleus. London.
- ALBERTI, W. & G. POLITZER, 1924. Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. *Arch. f. Entw.-Mech.* **100**.
- ALLEN, C. E., 1919. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpus*. *Proc. Amer. Phil. Soc.* **58**.
- ALLEN, C. E., 1905. Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. *Jahrb. wiss. Bot.* **42**.
- ALVERDES, F., 1913. Die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomus-Larve. *Arch. f. Zellf.* **9**.
- AMMA, K., 1911. Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. *Ebenda* **6**.
- ANDERSON, E. G. & K. SAX, 1936. A cytological monograph of the american species of *Tradescantia*. *Bot. Mag.* **97**.
- ANDRES, A. H. & M. NAWASCHIN, 1936. Ein Beitrag zur morphologischen Analyse der Chromosomen des Menschen. *Z. Zellf.* **24**.
- ATABEKOWA, A. J., 1936. Die Wirkung der Röntgenbestrahlung ruhender und keimender Samen. *Protoplasma* **25**.
- AVDULOV, N. P., 1931. Karyosystematische Untersuchung der Familie Gramineen. *Bull. appl. Bot. Gen. Plant-Breeding*, Suppl. **43**, Leningrad.
- BABCOCK, E. B. & D. R. CAMERON, 1934. Chromosomes and phylogeny in *Crepis* II. The relationships of one hundred eight species. *Univ. Cal. Publ. Agr. Sci.* **6**.
- BABCOCK, E. B. & J. CLAUSEN, 1929. Meiosis in two species and three hybrids of *Crepis* and its bearing on taxonomic relationship. *Ebenda* **2**.
- BABCOCK, E. B., G. L. STEBBINS JR. & J. A. JENKINS, 1937. Chromosomes and phylogeny in some genera of the *Crepidinae*. *Cytolog. Fujii Jub. Vol.*

- BADIAN, J., 1933. Eine cytologische Untersuchung über das Chromatin und den Entwicklungszyklus der Bakterien. Arch. Mikrobiol. **4**.
- BADIAN, J., 1936. Über die zytologische Struktur und den Entwicklungszyklus der Actinomyceten. Acta Soc. Bot. Pol. **13**.
- BALBIANI, E. G., 1881. Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz. **4**.
- BARANETZKY, J., 1880. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Ztg. **38**.
- BARIGOZZI, C., 1937. Primo contributo alla conoscenza di alcuni componenti di cromosomi. Z. Zellf. **26**.
- BAUER, H., 1932. Die Feulgesche Nuklealfärbung und ihre Anwendung auf zytologische Untersuchungen. Ebenda **15**.
- BAUER, H., 1933. Die wachsenden Oocytenkerne einiger Insekten in ihrem Verhalten zur Nuklealfärbung. Ebenda **18**.
- BAUER, H., 1935a. Die Speicheldrüsenchromosomen der Chironomiden. Naturwiss. **23**.
- BAUER, H., 1935b. Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus Thummi*. Z. Zellf. **23**.
- BAUER, H., 1936a. Structure and arrangement of salivary gland chromosomes in *Drosophila species*. Proc. Nat. Ac. Sci. **22**.
- BAUER, H., 1936b. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren II). Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Phys., **56**.
- BAUER, H., 1937. Cytologie. In Fortschr. d. Zool. **1**.
- BECKER, W. A., 1936. Vitale Cytoplasma- und Kernfärbungen. Protoplasma **26**.
- BEHRE, K., 1929. Physiologische und genetische Untersuchungen an *Drosera*. Planta **7**.
- BĚLAŘ, K., 1922. Untersuchungen an *Actinophrys sol* Ehrenberg. I. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. f. Protok. **46**.
- BĚLAŘ, K., 1926. Der Formwechsel der Protistenkerne. Jena.
- BĚLAŘ, K., 1925. Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. Z. ind. Abst. Vererbgs. **39**.
- BĚLAŘ, K., 1928a. Die zytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. Vererbungswiss. **1**.
- BĚLAŘ, K., 1928b. Über die Naturtreue des fixierten Präparats. V. Int. Vererbgs.-Kongr. **1** (Z. ind. Abst. Vererbgs.).
- BĚLAŘ, K., 1929a. Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. II. Untersuchungen an den Spermatocyten von *Chorthippus (Stenobothrus) lineatus*. Arch. f. Entw.-Mech. **118**.
- BĚLAŘ, K., 1929b. III. Untersuchungen an den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica*. Z. Zellf. **10**.
- BĚLAŘ, K., 1930. Über die reversible Entmischung des lebenden Protoplasmas. I. Protoplasma **9**.

- BELLING, J., 1925a. Fracture of chromosomes in rye. *J. Hered.* **16**.
- BELLING, J., 1925b. The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. *J. Gen.* **15**.
- BELLING, J., 1926. The structure of chromosomes. *J. exp. Biol.* **3**.
- BELLING, J., 1927. The attachements of chromosomes at the reduction division in the flowering plants. *J. Gen.* **18**.
- BELLING, J., 1928a. The ultimate chromomeres of *Lilium* and *Aloë* with regard to the number of genes. *Univ. Cal. Publ. Bot.* **14**.
- BELLING, J., 1928b. Contraction of chromosomes during maturation division in *Lilium* and other plants. *Univ. Cal. Publ. Bot.* **14**.
- BELLING, J., 1931. Chromomeres of Lilaceous plants. *Ebenda* **16**.
- BELLING, J. & A. F. BLAKESLEE, 1926. On the attachment of non-homologous chromosomes at the reduction division in certain 25-chromosome *Daturas*. *Proc. Nat. Ac. Sci. USA.* **12**.
- VAN BENEDEN, E., 1883. Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. *Arch. de biol.* **4**.
- VAN BENEDEN, E. & A. NEYT, 1887. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'ascaride megalocéphale. *Bull. Ac. Méd. Belg.* **III**.
- BERGER, C. A., 1936. Observations on the relation between salivary gland chromosomes and multiple chromosome complexes. *Proc. Nat. Ac. Sci. USA.* **22**.
- BINDER, S., 1927. Spermatogenese von *Macropus giganteus* mit Berücksichtigung einiger allgemeiner Fragen der Säugetierspermatogenese. *Z. Zellf.* **5**.
- BLACKBURN, K. B., 1933. Notes in the chromosomes of the Duckweeds (*Lemnaceae*) introducing the question of chromosome size. *Proc. Univ. Durham Phil. Soc.* **9**.
- BLAKESLEE, A. F. & R. E. CLELAND, 1930. Circle formation in *Datura* and *Oenothera*. *Proc. Nat. Ac. Sci. USA.* **16**.
- BLUNT, G. M., 1932. The structure of chromosomes of *Zea Mays* as revealed by the Feulgen reaction. *Science (N. Y.)* **76**.
- BLUNT, G. M., 1933. Beobachtungen über die Mikrochemie des Kernkörperchens. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **17**.
- BONNEVIE, K., 1908. Chromosomenstudien. I. *Arch. f. Zellf.* **1**.
- BONNEVIE, K., 1909. II. *Ebenda* **2**.
- BONNEVIE, K., 1910. III. *Ebenda* **6**.
- BONNEVIE, K., 1913. Über die Struktur und Genese der *Ascaris*-Chromosomen. *Ebenda* **9**.
- BONNET, J., 1912. Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Arch. f. Zellf.* **7**.
- BOVERI, TH., 1888. Zellenstudien II. *Jena*.
- BOVERI, TH., 1909. Die Blastomerenkerne von *Ascaris megaloccephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität. *Arch. f. Zellf.* **3**.

- BRACHET, J., 1929. Recherches sur le comportement de l'acide thymonucléique au cours de l'ovogenèse. Arch. de Biol. **39**.
- BRACHET, J., 1936. La réaction de Feulgen est-elle utilisable pour le dosage de l'acide thymonucléique en histochimie? Mém. Mus. Hist. nat. Belg. II, **3**.
- BRESLAWEZ, L., 1929. Zytologische Studien über *Melandrium album*. Planta **7**.
- BRIDGES, C. B., 1935. Salivary chromosome maps. J. of Hered. **26**.
- BRUNELLI, G., 1911. La spermatogenesi della Tryxalis: Divisioni maturative. Mem. Ac. Lincei, Ser. 5, **8**.
- BRYDEN, W., 1935. Some observations upon the mitotic and meiotic divisions in the Wistar Rat. I. The effect of changes of temperature. Cytol. **6**.
- BUCHNER, P., 1915. Praktikum der Zellenlehre. Berlin.
- BUCK, J. B., 1937. Growth and development of the salivary gland chromosomes in Sciara. Proc. Nat. Ac. Sci. USA. **23**.
- CAMP, J. VAN. 1934. Neue Untersuchungen über das Knochromatin. Protoplasma **22**.
- CARNOY, J. B., 1884. La biologie cellulaire.
- CAROTHERS, E., 1917. The segregation and recombination of homologous chromosomes as found in two genera of *Acrididae* (Orthoptera). J. Morph. **28**.
- CAROTHERS, E., 1936. Components of the mitotic spindle with especial reference to the chromosomal and interzonal fibers in the *Acrididae*. Biol. Bull. **71**.
- CARRUTHERS, D., 1921. The somatic mitoses in *Hyacinthus orientalis* var. *albulus*. Arch. f. Zellf. **15**.
- CASPERSSON, T., 1935. Über die Lokalisation der Nukleinsäure im Zellkern. Naturwiss.
- CASPERSSON, T., 1936. Über den chemischen Aufbau der Strukturen des Zellkerns. Skand. Arch. f. Physiol. **73**, Suppl. **8**.
- CASPERSSON, T. & E. & H. HAMMARSTEN, 1935. Interactions of proteins and nucleic acid. Trans. Faraday Soc. **31**.
- CHAMBERS, R., 1914. Some physical properties of the cell nucleus. Science, N. S. **40**.
- CHAMBERS, R., 1915. Microdissection studies on the germ cells. Ebenda **41**.
- CHAMBERS, R., 1924. The physical structure of protoplasm, in COWDREY, General Cyt.
- CHAMBERS, 1925. Études de microdissection. IV. Cellule **35**.
- CHAMBERS, R. & H. C. SANDS, 1923. A dissection of the chromosomes in the pollen mother cells of *Tradescantia virginica*. J. Gen. Phys. **5**.
- CHEN, TZE-TUAN, 1936. Observations on mitosis in *Opalinids* (Protozoa, *Ciliata*), I, II. Proc. Nat. Ac. Sci. USA. **22**.



- CHRISTOFF, M. & G. GENTSCHKEFF, 1932. Untersuchungen über das Verhalten des Nukleolus während der Kernteilung. *Z. Zellf.* **15**.
- CLELAND, R. E. & A. F. BLAKESLEE, 1931. Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. *Cytol.* **2**.
- CONARD, A., 1933. Sur l'association temporaire de la caryotine et de la substance nucléolaire au cours des phénomènes de division chez les *Degagnya* et les *Spirogyres*. *C. R. Soc. Biol. Paris* **113**.
- COREY, H. I., 1933. Chromosome studies in *Stauroderus* (an *Orthoptera*). *J. Morph.* **55**.
- DANGEARD, P., 1934a. Les chromocentres du noyau et leurs relations avec les nucléoles. *C. R. Soc. biol. Paris* **117**.
- DANGEARD, P., 1934b. Sur la structure et l'évolution des noyaux a chromocentres. *C. R. Ac. Sci. Paris* **199**.
- DARK, S. O. S., 1934. Chromosomes studies in the *Scilleae*. II. *J. of Gen.* **29**.
- DARLINGTON, C. D., 1929. Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. *Ebenda* **21**.
- DARLINGTON, C. D., 1932. Recent advances in Cytology. 1. Aufl. London.
- DARLINGTON, C. D., 1933. Meiosis in *Agapanthus* and *Kniphofia*. *Cytol.* **4**.
- DARLINGTON, C. D., 1934. Anomalous chromosome pairing in the male of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **19**.
- DARLINGTON, C. D., 1935a. The internal mechanics of the chromosomes. I.—III. *Proc. Roy. Soc. B.* **118**.
- DARLINGTON, C. D., 1935b. The old terminology and the new analysis of chromosome behaviour. *Ann. of Bot.* **49**.
- DARLINGTON, C. D., 1936a. The internal mechanics of the chromosomes. V. *Cytolog.* **7**.
- DARLINGTON, C. D., 1936b. Crossing over and its mechanical relationship in *Chorthippus* and *Stauroderus*. *J. of Gen.* **33**.
- DARLINGTON, C. D., 1937. Recent advances in Cytology. 2. Aufl., London.
- DAWSON, J. A. & W. R. KESSLER & J. K. SILBERSTEIN, 1935. Mitosis in *Amoeba dubia*. *Biol. Bull.* **69**.
- DAWYDOW, W., 1930. Die Entwicklung des Kernes in den Zellen der Rochschen Organe ..., der Larve von *Mycetobia pallipes*. Meig. *Z. Zellf.* **10**.
- DEARING, W. H., 1934. The material continuity and individuality of the somatic chromosomes of *Ambystoma tigrinum* with special reference to the nucleolus as a chromosomal component. *J. of Morph.* **56**.
- DEHORNE, A., 1910. Sur la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes à l'état quiescant. *C. R. Ac. Sci. Paris*.
- DEHORNE, A., 1911. Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* et chez *Allium cepa*. *Arch. f. Zellf.* **6**.

- DELAUNAY, L. N., 1915. Étude comparée caryologique de quelques espèces du genre *Muscari*. N. Pr. Mém. Soc. natur. Kiew **25**.
- DELAUNAY, L. N., 1922. Vergleichende karyologische Untersuchungen an *Muscari*- und *Bellevallia*-Arten. Moniteur Jard. Bot. Tiflis.
- DELAUNAY, L. N., 1926. Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Z. Zellf. **4**.
- DELAUNAY, L. N., 1929. Kern und Art. Typische Chromosomenformen. Planta **7**.
- DELAUNAY, L. N., 1930. Röntgenversuche mit Weizen. 2. Ber. Int. Pflanzenz. Maslowka.
- DELAUNAY, L. N., 1931. Das Verkürzen von Chromosomen infolge von Abkühlung. Ebenda.
- DEMEREK, M., 1933. What is a gene? J. of Hered. **24**.
- DEMEREK, M. & M. HOOVER, 1936. Three related X-Chromosome deficiencies. Ebenda **27**.
- DERMEN, H., 1933. Origin and behaviour of the nucleolus in plants. J. Arnold Arb. **14**.
- DERMEN, H., 1936. Chromosome complex at premeiotic anaphase and meiotic metaphase. Ebenda **17**.
- DIGBY, L., 1919. On the archesporial and meiotic mitoses of *Osmunda*. Amer. J. Bot. **33**.
- DOBELL, C. C., 1925. The life-history and chromosome cycle of *Aggregata eberthi*. Parasitology **17**.
- DOBELL, C. C. & A. P. JAMESON, 1915. The chromosome cycle in *Coccidia* and *Gregarines*. Proc. Roy. Soc. B. **89**.
- DOBZHANSKY, TH., 1934. Studies on hybrid sterility. I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura*. Z. Zellf. **21**.
- DOBZHANSKY, TH., 1935. The Y-Chromosome of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics **20**.
- DOBZHANSKY, TH., 1937. Further data on the variation of the Y-Chromosome of *Drosophila pseudoobscura*. Ebenda **22**.
- DOBZHANSKY, TH. & R. D. BOCHE, 1933. Intersterile races of *Drosophila pseudoobscura*. Biol. Cbl. **53**.
- DOBZHANSKY, TH. & C. C. TAN, 1936. Studies on hybrid sterility. III. A comparison of the gene arrangement in two species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila miranda*. Z. ind. Abst. Vererbgs. **72**.
- DONALD, H. P., 1936. On the genetical constitution of *Drosophila pseudoobscura*. J. of Gen. **33**.
- DOYLE, W. L. & C. W. METZ, 1935a. Observations on the structure of living salivary chromosomes in *Sciara*. Proc. Nat. Ac. Sci. USA. **21**.
- DOYLE, W. L. & C. W. METZ, 1935b. Structure of the chromosomes in the salivary gland cells in *Sciara* (Diptera). Biol. Bull. **69**.
- DOUTRELIGNE, J., 1933. Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique. Cellule **42**.

- DRAWERT, H., 1937. Das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile fixierter pflanzlicher Gewebe gegen saure und basische Farbstoffe bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration. *Flora* **32**.
- DUBININ, N. P., 1934. Experimental reduction of the number of chromosome pairs in *Drosophila melanogaster*. *Biol. Žurn.* **3**.
- DUBININ, N. P. & N. N. SOKOLOV & G. G. TINIAKOW & W. W. SACHAROW, 1935. On the problem of chromosome conjugation. *Ebenda* **4**.
- EDWARDS, C. L., 1911. The sex chromosomes of *Ascaris felis*. *Arch. f. Zellf.* **7**.
- EICHORN, A., 1931. Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes. *Arch. de Bot.* **5**.
- EICHORN, A., 1934. Types définis et types intermédiaires dans la mitose des végétaux. *Cytol.* **5**.
- EISEN, G., 1899. The chromoplast and the chromioles. *Biol. Cbl.* **19**.
- EISEN, G., 1900. The spermatogenesis of *Batrachoseps*. *J. of Morph.* **17**.
- ELLENHORN, J., 1934. Zytologische Untersuchungen über die genetisch bedeutsamen Kernstrukturen. *Z. Zellf.* **21**.
- ELLENHORN, J. & A. PROKOFEWA & H. J. MÜLLER, 1935. The optical dissociation of *Drosophila* chromosomes by means of ultra-violet light. *C. R. Ac. Sci. URSS.* **1** (4).
- EMMENS, C. W., 1936. Sections of *Drosophila* salivary glands. *J. of Hered.* **27**.
- EMMENS, C. W., 1937. The morphology of the nucleus in the salivary glands of four species of *Drosophila*. *Z. Zellf.* **26**.
- EMSWELLER, S. L. & H. A. JONES, 1935. Meiosis in *Allium fistulosum*, *cepa* and their hybrid. *Hilgardia* **9**.
- ERDMANN, RHODA, 1908. Experimentelle Untersuchungen über Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigeli. *Arch. f. Zellf.* **2**.
- EVANS, H. M. & O. SWEZY, 1928. A sex difference in chromosome lengths in the *Mammalia*. *Genetics* **13**.
- FANKHAUSER, G., 1934. Cytological studies on egg fragments of the salamander *Triton*. V. Chromosome number and chromosome individuality in the cleavage mitoses of merogonic fragments. *J. of exp. Zool.* **68**.
- FAULKNER, G., 1930. The early prophase of the first oocyte division in *Obelia geniculata*. *Quart. J. Micr. Sci.* **73**.
- FERNANDES, A., 1934. Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus*. *Bol. Soc. Brot.* **9**.
- FERNANDES, A., 1935. Les satellites chez *Narcissus reflexus* et *Narcissus triandrus*. I. Les satellites des métaphases somatiques. *Ebenda* **10**.
- FERNANDES, A., 1936. Les satellites chez les *Narcisses*. II. Les satellites pendant la mitose. *Ebenda* **11**.
- FEULGEN, R., 1926. Die Nuklealfärbung. *Handb. Biol. Arbeitsmeth.* **V, 2**.
- FEULGEN, R. & H. ROSSENBECK, 1924. Mikroskopisch-chemischer Nachweis der Nukleinsäure. *Z. phys. Chem.* **135**.

- FIKRY, M., 1930. Phenomena of heterotypic division in the pollen mother cells of a tetraploid form of *Rumex scutatus* var. *typicus*. J. Roy. Micr. Soc. **50**.
- FLEMMING, W., 1882. Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig.
- FLEMMING, W., 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Arch. mikr. Anat. **29**.
- FRANCINI, E., 1937. Il comportamento del nucleolo di *Paphiopedilum spicerianum* (Rchb. f.) PRITZ. di fronte a fissatori di tipo diverso. Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. Ser. **43**.
- FRANKEL, O. H., 1937. Inversions in *Fritillaria*. J. of Gen. **34**.
- FRASER, H. & J. SNELL, 1911. The vegetative divisions in *Vicia faba*. Ann. of Bot. **25**.
- FRASER, H., 1914. The behaviour of the chromatin in the meiotic division of *Vicia faba*. Ebenda **28**.
- FROLOWA, S. L., 1926. Normale und polyploide Chromosomengarnituren bei einigen *Drosophila*-Arten. Z. f. Zellf. **3**.
- FROLOWA, S. L., 1929. Die Polyploidie einiger Gewebe bei Dipteren. Ebenda **8**.
- FROLOWA, S. L., 1935. Cytologie der künstlichen Parthenogenese bei *Bombyx mori* L. Biol. Žurn. **4**.
- FROLOWA, S. L., 1936a. Struktur der Kerne in den Speicheldrüsen einiger *Drosophila*-Arten. Biol. Žurn. **5**.
- FROLOWA, S. L., 1936b. Structure of the nuclei in the salivary gland cells of *Drosophila*. Nature **137**.
- FROLOWA, S. L., 1936c. Struktur der Kerne in den Speicheldrüsen von *Drosophila sulcata*. Bull. de Biol. et Méd. exp. **2**.
- FROLOWA, S. L., 1937. Structure and form of the salivary gland chromosomes in *Drosophila*. Biol. Žurn. **6**.
- FUJII, K., 1927. Recent progress in cytology and its methods of investigation (Japanisch). Proc. Jap. Assoc. Adv. Sci. **2**.
- FUNOAKA, S. & H. OGATA, 1930. Über die Lokalisation der Mineralstoffe in der Zelle. Folia Anatom. Jap. **8**.
- GATES, R. R., 1924. Species and chromosomes. Nature **114**.
- GAVAUDAN, P. & N. GAVAUDAN & M. PELLETIER, 1935. Sur l'évolution et la signification des appareils nucléolaires dans la caryocinèse somatique de quelques Angiospermes. C. R. Ac. Sci. Paris **200**.
- GAVAUDAN, P. & YU CHIH-CHEN, 1935. Quelques remarques sur la caryocinèse somatique chez le *Phaseolus vulgaris*, étudiée dans les méristèmes radiculaires. Bull. Soc. Bot. France. **82**.
- GEITLER, L., 1927. Die Reduktionsteilung und Kopulation von *Cymbella lanceolata*. Arch. f. Protok. **58**.
- GEITLER, L., 1929. Der feinere Bau der Chromosomen von *Crepis*. Z. Zellf.
- GEITLER, L., 1930a. Über den Bau der Kerne zweier Diatomeen. Arch. f. Protok. **68**.

- GEITLER, L., 1930 b. Über die Kernteilung von *Spirogyra*. Protok. **71**.
- GEITLER, L., 1932. Das Verhalten der Nukleolen in einer tetraploiden Wurzel von *Crepis capillaris*. Planta **17**.
- GEITLER, L., 1933. Das Verhalten der Chromozentren während der Meiose von *Agapanthus*. Österr. Bot. Z. **82**.
- GEITLER, L., 1934 a. Die Schleifenkerne von *Simulium*. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Phys. **54**.
- GEITLER, L., 1934 b. Grundriß der Zytologie. Berlin.
- GEITLER, L., 1935 a. Neue Untersuchungen über die Mitose von *Spirogyra*. Arch. f. Protok. **85**.
- GEITLER, L., 1935 b. Untersuchungen über den Kernbau von *Spirogyra* mittels Feulgens Nuklealfärbung. Ber. deutsch. Bot. Ges. **53**.
- GEITLER, L., 1935 c. Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta **24**.
- GEITLER, L., 1935 d. Neueste Forschungen über den Chromosomenbau. Züchter **7**.
- GEITLER, L., 1935 e. Der Spiralbau somatischer Chromosomen. Z. Zellf. **23**.
- GEITLER, L., 1936. Vergleichende Untersuchungen über den feineren Kern- und Chromosomenbau der Cladophoraceen. Planta **25**.
- GEITLER, L., 1937 a. Die Analyse des Kernbaus und der Kernteilung der Wasserläufer *Gerris lateralis* und *Gerris lacustris* und die Somadifferenzierung. Z. Zellf. **26**.
- GEITLER, L., 1937 b. Zytogenetische Untersuchungen an natürlichen Populationen von *Paris quadrifolia*. Z. ind. Abst. Vererbgs. **73**.
- GEITLER, L., 1938. Über den Bau des Ruhekerns mit besonderer Berücksichtigung der Heteropteren und Dipteren. Biol. Cbl. **58**.
- GELEI, J., 1921. Weitere Studien über die Oogenese des *Dendrocoelum lacteum*. II. Die Längskonjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf. **16**.
- GELEI, J., 1922. III. Die Konjugationsfrage der Chromosomen in der Literatur und meine Befunde. Ebenda **16**.
- GEORGEWITSCH, P., 1935. Über Chromosomen- und Kernmembranbildung in vegetativen Zellen von *Pinus Peuce*. Beih. Bot. Cbl. **54**, Abt. A.
- GERASSIMOWA, H., 1935. The nature and causes of mutations. II. Cytol. **6**.
- GHIMPU, V., 1930 a. Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus*. Arch. d'Anat. micr. **26**.
- GHIMPU, V., 1930 b. Satellites des chromosomes dans le regne végétal. Bull. d'hist. appl. **7**.
- GOODSPEED, T. H., 1929. Cytological and other features of variant plants produced from X-rayed sex cells of *Nicotiana tabacum*. Bot. Gaz. **87**.
- GOODSPEED, T. H., 1932. Cytogenetic studies of *Nicotiana* species with X-rays and radium. Svensk Bot. Tidskr. **26**.
- GOODSPEED, T. H., & P. AVERY, 1930. Nature and significance of structural chromosome alterations induced by X-rays and radium. Cytol. **1**.



- GOODSPEED, T. H. & P. M. UBER & P. AVERY, 1935. Application of the Altmann freezing-drying technique to plant cytology. III. Chromosome structure in *Lilium longiflorum*. Univ. Cal. Publ. Bot. **18**.
- GOTOH, K., 1924. Über die Chromosomenzahl von *Secale cereale*. Tokyo Bot. Mag. **38**.
- GOTOH, K., 1932. Further investigations on the chromosome number of *Secale cereale*. Jap. J. Gen. **7**.
- GOTOH, K., 1933. Karyologische Studien an *Paris* und *Trillium*. Ebenda **8**.
- GRAUBARD, M. A., 1932. Inversion in *Drosophila melanogaster*. Genetics **17**.
- GRAY, J., 1931. Experimental Cytology. Cambridge.
- GRÉGOIRE, V., 1899. Les cinèses polliniques chez les Liliacées. Cellule.
- GRÉGOIRE, V., 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'*Allium*). Ebenda.
- GRÉGOIRE, V., 1907. Les fondaments cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes: individualité, réduction, structure. Ann. zool. mal. **42**.
- GRÉGOIRE, V., 1931. Euchromocentres et chromosomes dans les végétaux. Bull. Ac. Roy. Belg., Sér. **5**.
- GRÉGOIRE, V. & A. WYGAERTS, 1904. La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. Cellule.
- GREGORY, P. H., 1935. Cytological studies in safflower (*Carthamus tinctorius*) Proc. Ind. Ac. Sci., Sect. B, **1**.
- GRESSON, R., 1930. Certain phenomena of *Tenthredinid* oogenesis. Quart. J. Micr. Sci. **73**.
- GUIGNARD, L., 1885. Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. Ann. sci. nat. sér. VI, Bot. **20**.
- GUIGNARD, L., 1889. Sur les anthérozoïdes et la double copulation chez les végétaux angiospermes. Rev. gén. Bot. **11**.
- GUIGNARD, L., 1899. Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas maior*. Arch. d'anat. micr. **2**.
- GUSTAFSSON, A., 1936. Über verschiedene Sensibilität und Stabilität der Chromosomen. Bot. Not.
- GUSTAFSSON, A., 1937. The different stability of chromosomes and the nature of mitosis. Hereditas **22**.
- GUSULEAC, M. & T. TARNAWSCHI, 1935. Sur un hybride interspécifique stérile *Nonnea lutea* × *N. rosea*. Bull. fac. Cernauti **9**.
- GUTHERZ, S., 1907. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. **69**.
- HAASE-BESSELL, G., 1936. Chromatin, Chromomeren, Gene. Planta **25**.
- HAECKER, V., 1905. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb., Suppl. **7**.

- HAGA, T., 1934. The comparative morphology of the chromosome complement in the Tribe Parideae. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. V, Bot. **3**.
- HAGA, T., 1937a. Karyotyp polymorphism in *Paris hexaphylla* with special reference to its origin and to the meiotic chromosome behavior. Cytol., Fujii Jub. Vol.
- HAGA, T., 1937b. Chromosome complement of *Kinugasa japonica* with special reference to its origin and behavior. Cytol. **8**.
- HAMMARSTEN, E., G. HAMMARSTEN & T. TEORELL, 1928. Versuche über mikrochemische Reaktionen. Acta med. scand. **68**.
- HAMMET, F. S., 1934a. Chromosome and aster dimensions of dividing cells in regenerating tissues of *Clymenella torquata* exposed to sulphhydryl and sulfoxide. Protoplasma **22**.
- HAMMET, F. S., 1934b. The SH-postulate for cell proliferation. Ebenda **22**.
- HANCE, R. T., 1926. A comparison of mitosis in Mink tissue cultured and in sectioned embryos. Biol. Bull. **50**.
- HANCE, R. T., 1927a. Sex and chromosomes in the domestic fowl (*Gallus domesticus*). J. of Morph. **43**.
- HANCE, R. T., 1927b. Parental chromosome dimensions in *Ascaris*. A study of the effect of cellular environment on chromosome size. Ebenda **44**.
- HARTMANN, O., 1919. Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nukleolus und zytologische Gleichgewichtszustände (Zellphysiologische Experimente an Pflanzen). Arch. f. Zellf. **15**.
- HARVEY, L., 1929. The Oogenesis of *Carcinus maenas* PENN. Trans. Roy. Soc. Edinb.
- HASELWARTER, A., 1937. Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis V. Z. f. Bot. **31**.
- HAUPT, G., 1932. Beiträge zur Zytologie von *Marchantia*. I. Z. ind. Abst. Vererbgs. **62**.
- HAUPT, G., 1933. II. Ebenda **63**.
- HEBERER, G., 1925. Die Furchungsmitosen von *Cyclops viridis* und das Chromosomenindividualitätsproblem. Zool. Anz. **63**.
- HEBERER, G., 1927. Die Idiomerie in den Furchungsmitosen von *Cyclops viridis*. Z. mikr.-anat. Forsch. **10**.
- HEBERER, G., 1932. Die Spermatogenese der Copepoden, 2. Z. wiss. Zool. **142**.
- HEBERER, G., 1937. X-Chromosomen und Spermengröße. Untersuchungen an einheimischen und tropischen Orthopteren. Z. ind. Abst. **73**.
- HEIDENHAIN, M., 1907. Plasma und Zelle. I. Jena.
- HEITZ, E., 1926. Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Größe und Form im Pflanzenreich. Z. f. Bot. **18**.
- HEITZ, E., 1927a. Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen. Abh. nat. Ver. Hamburg **21**.

- HEITZ, E., 1927 b. Chromosomen und Gestalt bei *Antirrhinum* und verwandten Gattungen. *Planta* **4**.
- HEITZ, E., 1928 a. Der bilaterale Bau der Geschlechtschromosomen und Autosomen bei *Pellia Fabbriana*, *P. epiphylla* und einigen anderen Jungermanniaceen. *Ebenda* **47**.
- HEITZ, E., 1928 b. Das Heterochromatin der Moose. *Jahrb. wiss. Bot.* **69**.
- HEITZ, E., 1929. Heterochromatin, Chromozentren, Chromosomen. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* **47**.
- HEITZ, E., 1931 a. Die Ursache der gesetzmäßigen Zahl, Lage, Form und Größe pflanzlicher Nukleolen. *Planta* **12**.
- HEITZ, E., 1931 b. Nukleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia*. *Ebenda* **15**.
- HEITZ, E., 1932. Die Herkunft der Chromozentren. *Ebenda* **18**.
- HEITZ, E., 1933 a. Über totale und partielle somatische Heteropyknose sowie strukturelle Geschlechtschromosomen bei *Drosophila funebris*. *Z. Zellf.* **19**.
- HEITZ, E., 1933 b. Die somatische Heteropyknose bei *Drosophila melanogaster* und ihre genetische Bedeutung. *Ebenda* **20**.
- HEITZ, E., 1934. Über  $\alpha$ - und  $\beta$ -Heterochromatin sowie Konstanz und Bau der Chromomeren bei *Drosophila*. *Biol. Cbl.* **54**.
- HEITZ, E., 1935. Chromosomenstruktur und Gene. *Z. ind. Abst. Vererbgs.* **70**.
- HEITZ, E. & H. BAUER, 1933. Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus*. *Z. Zellf.* **17**.
- HELLSTRÖM, H. & D. BURSTRÖM & H. v. EULER, 1935. Beiträge zur Chemie der Chromosomen. I. *Svensk Kemisk Tidskr.* **47**.
- HELVIG, E. R., 1933. The effect of X-rays upon the chromosomes of *Circotettix verruculatus* (Orthoptera). *J. of Morph.* **55**.
- HENKING, H., 1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. 2. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*. *Z. wiss. Zool.* **51**.
- HERTWIG, G., 1935. Die Vielwertigkeit der Speicheldrüsenkerne und Chromosomen bei *Drosophila melanogaster*. *Z. ind. Abst. Vererbgs.* **70**.
- VAN HERWERDEN, M. A., 1910. Über die Kernstruktur in der Speicheldrüse der *Chironomus*-Larve. *Anat. Anz.* **36**.
- HEUSER, E., 1884. Beobachtungen über Zellkernteilung. *Bot. Cbl.* **17**.
- HIBBARD, H., 1928. Contribution à l'étude de l'ovogenèse chez *DiscoGLOSSUS pictus* OTTH. *Arch. de Biol.* **38**.
- HOARE, G. V., 1934. A comparative study of the chromosomes of *Scilla non-scripta* during somatic and meiotic mitosis. *Cellule* **43**.
- HOLT, C. M., 1917. Multiple complexes in the alimentary tract of *Culex pipiens*. *J. of Morph.* **29**.
- HOLLINGSHEAD, L., 1930. Cytological investigations of hybrids and hybrid derivatives of *Crepis capillaris* and *Crepis tectorum*. *Univ. Cal. Publ. Agr. Sci.* **6**.

- HORNE, A. S., 1930. Nuclear divisions in the Plasmodiophorales. *Ann. of Bot.* **44**.
- HRUBÝ, K., 1934. Über die Chromosomenstruktur in infraroten Strahlen. *Planta* **22**.
- HSU-SIANG, 1933. Structure of somatic chromosomes in *Lilium tigrinum*. *Cellule* **41**.
- HUETTNER, A., 1930. The spermatogenesis of *Drosophila melanogaster*. *Z. Zellf.* **11**.
- HUGHES, R. D., 1936. The morphology of the normal salivary chromosomes of *Drosophila virilis*. *J. of Hered.* **27**.
- HUGHES-SCHRADER, S., 1924. Reproduction in *Aeroschismus Wheeleri* PIERCE. *J. of Morph.* **39**.
- HUGHES-SCHRADER, S., 1931. A study of the chromosome cycle and the meiotic division-figure in *Llaveia Bouvari* — a primitiv Coccid. *Z. Zellf.* **13**.  
| |
- HUSKINS, C. L., 1932. Observations bearing on the mechanism of meiosis and crossing over. *Proc. VI. Int. Congr. Gen.* **2**.
- HUSKINS, C. L. & S. G. SMITH, 1934. Chromosome division and pairing in *Fritillaria meleagris*. The mechanism of meiosis. *J. of Gen.* **28**.
- HUSKINS, C. L. & S. G. SMITH, 1935. Meiotic chromosome structure in *Trillium erectum*. *Ann. of Bot.* **49**.
- HUSTED, L., 1936. An analysis of chromosome structure and behavior with the aid of X-ray induced rearrangements. *Genetics* **21**.
- HUSTED, L., 1937. Chromosome breakage and knot formation in *Paris* and *Pancreaticum*. *J. of Gen.* **34**.
- HUTH, W., 1933. *Ophryotrocha*-Studien. I. Zur Zytologie der Ophryotrochen. *Z. Zellf.* **20**.
- JACHIMSKY, H., 1935. Beitrag zur Kenntnis von Geschlechtschromosomen und Heterochromatin bei Moosen. *Jahrb. wiss. Bot.* **81**.
- JACOBI, W., 1935. Die Zellkerngröße beim Menschen. *Z. mikr.-anat. Forschung* **38**.
- JANE, F. W., 1934. The structure of the somatic chromosomes of *Alstroemeria* and *Bomarea*. *Quart. J. Micr. Sci.* **77**.
- JANAKI-AMMAL, E. K., 1932/33. Chromosome studies in *Nicandra physaloides*. *Cellule* **41**.
- JANSSENS, F. A., 1901. La spermatogenèse chez les *Tritons*. *Ebenda* **19**.
- JANSSENS, F. A., 1924. La chiasmatypie dans les insectes. *Ebenda* **34**.
- JENTSCH, S., 1936. Die Chromosomen des Wellensittichs (*Melapsittacus undulatus*), untersucht in somatischen Geweben und in der Spermatogenese, nebst einigen Bemerkungen über Kernfragmentation im Amnion. *Z. Zellf.* **23**.
- INARIYAMA, S., 1928. On the spiral structure of chromosomes in *Hosta Sieboldiana*. *Bot. Mag. Tokyo* **42**.
- INARIYAMA, S., 1932. Cytological studies in the genus *Lycoris*. *Ebenda* **46**.

- IRIKI, S., 1932. Studies on Amphibian chromosomes. 5. Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daig. (B) 1.
- IRIKI, S. 8. Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daig. (B) 1.
- ISHII, T., 1931. On the direction of coiling of the spiral in the chromosomes. Bot. Mag. Tokyo 45.
- IWATA, J., 1935. Chromosome structure in *Lilium*. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B, 10.
- JØRGENSEN, M., 1913. Zellenstudien. I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellf. 10.
- JUNKER, H., 1923. Zytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der Steinfliege *Perla marginata*. Arch. f. Zellf. 17.
- KACHIDZE, N. T., 1932. Die Veränderung der Chromosomen und die Bildung von Chromosomenchimären unter dem Einfluß der Röntgenisierung. Veröff. angew. Bot., Gen. u. Sel., Ser. II.
- KATER, J. Mc. A., 1926. Chromosomal vesicles and the structure of the resting nucleus in *Phaseolus*. Biol. Bull. 51.
- KATÔ, K., 1930. Cytological studies of pollen mother cells of *Rhoeo discolor* with special reference to the question of the mode of syndesis. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B, 5.
- KATÔ, K., 1935. Chromosome behaviour in the interkinesis. 1. Observations of pollen mother cells in *Tradescantia reflexa*. Ebenda 10.
- KATÔ, K. & J. IWATA, 1935. Spiral structure of chromosomes in *Lilium*. Ebenda 10.
- KAUFMANN, B. P., 1925. The existence of double spiral bands and a "bouquet" stage in *Tradescantia pilosa*. Am. Nat. 59.
- KAUFMANN, B. P., 1926a. Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. I. Somatic mitosis in *Tradescantia pilosa*. Am. J. Bot. 13.
- KAUFMANN, B. P., 1926b. II. *Podophyllum peltatum*. Ebenda 13.
- KAUFMANN, B. P., 1931a. Chromonemata in somatic and meiotic mitoses. Am. Nat. 65.
- KAUFMANN, B. P., 1931b. Chromosome structure in *Drosophila melanogaster*. Ebenda 65.
- KAUFMANN, B. P., 1934. Somatic mitoses of *Drosophila melanogaster*. J. of Morph. 56.
- KAUFMANN, B. P., 1936. A terminal inversion in *Drosophila ananassae*. Proc. Nat. Ac. Sci. USA. 22.
- KAUFMANN, B. P. & M. DEMEREC, 1937. Frequency of induced breaks in chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Ebenda 23.
- KELLER, R. & J. GICKLHORN, 1932. Methoden der Bioelektrostatik. In: ABDERHALDEN, Handb. biol. Arbeitsmeth. V, 2/2.
- KEUNEKE, W., 1924. Über die Spermatogenese einiger Dipteren. Z. Zellf. 1.
- KIKKAWA, H., 1935. An inference as to the constitution of the X-Chromosome in *Drosophila*. Proc. Imp. Ac. Tokyo 11.



- KIESEL, A., 1930. Chemie des Protoplasmas. Protoplasma-Monogr. **4**.
- KING, R. L. & H. W. BEAMS, 1934. Somatic synapsis in *Chironomus* with special reference to the individuality of the chromosomes. J. of Morph. **56**.
- KNAPP, E., 1935a. Untersuchungen über die Wirkung von Röntgenstrahlen an dem Lebermoos *Sphaerocarpus* mit Hilfe der Tetradenanalyse. I. Z. ind. Abst. Vererbgs. **70**.
- KNAPP, E., 1935b. Zur Frage der genetischen Aktivität des Heterochromatins nach Untersuchungen am X-Chromosom von *Sphaerocarpus Donellii*. Ber. deutsch. Bot. Ges. **53**.
- KOCH, A., 1925. Morphologie des Eiwachstums bei Chilopoden. Z. Zellf. **2**.
- KOERPERICH, J., 1930. Étude comparée du noyau, des chromosomes et de leur relations avec le cytoplasma. Cellule **39**.
- KÖHLER-WIEDER, R., 1937. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung der Peridineen. Österr. Bot. Z. **86**.
- KÖRNICKE, M., 1905. Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. deutsch. Bot. Ges. **23**.
- KOLLER, P. C., 1934a. Spermatogenesis in *Drosophila pseudoobscura*. II. The cytological basis of sterility in hybrid males of races A and B. Proc. Roy. Soc. Edinb. **54**.
- KOLLER, P. C., 1934b. The movements of chromosomes within the cell and their dynamic interpretation. Genetica **16**.
- KOLLER, P. C., 1935. The internal mechanics of the chromosomes. IV. Pairing and coiling in salivary gland nuclei in *Drosophila*. Proc. Roy. Soc., Ser. B, **810**.
- KOLLER, P. C., 1936a. Structural hybridity in *Drosophila pseudoobscura*. J. of Gen. **32**.
- KOLLER, P. C., 1936b. The genetical and mechanical properties of the sex-chromosomes. II. Marsupials. Ebenda **32**.
- KOLLER, P. C. & C. D. DARLINGTON, 1934. The genetical and mechanical properties of the sex-chromosomes. I. *Rattus norvegicus*. Ebenda **29**.
- KOLTZOFF, N. K., 1928. Physikalisch-chemische Grundlagen der Morphologie. Biol. Cbl. **48**.
- KOLTZOFF, N. K., 1934. The structure of the chromosomes in the salivary glands of *Drosophila*. Science (N. Y.) **80**.
- KORNHAUSER, S. I., 1915. A cytological study of the semi-parasitic Copepod, *Hersilia apodiformis*, with some general considerations of Copepod chromosomes. Arch. f. Zellf. **13**.
- KOSHY, T. K., 1933. Chromosome studies in *Allium*. I. The somatic chromosomes. J. Roy. Micr. Soc. **53**.
- KOSHY, T. K., 1934. II. The meiotic chromosomes. Ebenda **54**.
- KOSHY, T. K., 1937. Number and behaviour of chromosomes in *Aloë litoralis*. Ann. of Bot., N. Ser. **1**.
- KOSTOFF, D., 1930. Discoid structure of the spireme. J. of Hered. **21**.

- KOSTOFF, D., 1934. Über die diskoidale Struktur der Chromosomen von *Drosophila melanogaster*. Zool. Anz. **107**.
- KOSTOFF, D., 1935. Änderung des Karyotyps durch Zentrifugierung. C. R. Ac. Sci. USSR. **2**.
- KRETSCHMER, H., 1930. Beiträge zur Zytologie von *Oedogonium*. Arch. f. Protok. **71**.
- KRIECHENBAUER, H., 1937. Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Euglena* und *Phacus*. Arch. f. Protok. **90**.
- KRIMMEL, O., 1910. Die Chromosomenverhältnisse in generativen und somatischen Zellen bei *Diaptomus coeruleus* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane. Zool. Anz. **35**.
- KUHN, E., 1929. Die Beziehung der Chromozentren zur Chromosomenbildung. Ber. deutsch. Bot. Ges. **46**.
- KUWADA, Y., 1921. On the so-called longitudinal split of chromosomes in the telophase. Bot. Mag. Tokyo **35**.
- KUWADA, Y., 1926. On the structure of the anaphasic chromosomes in the somatic mitoses in *Vicia faba*, with special reference to the so-called longitudinal split of chromosomes in telophase. Mem. Coll. Sci. Kyoto. Ser. B.
- KUWADA, Y., 1927. On the spiral structure of chromosomes. Bot. Mag. Tokyo **41**.
- KUWADA, Y., 1929. Chromosome arrangement. I. Model experiments with floating magnets and some theoretical considerations on the problem. Mem. Coll. Sci. Kyoto **4**.
- KUWADA, Y., 1932. Kwagaku, **2**.
- KUWADA, Y., 1935. Behaviour of chromonemata in mitosis. V. A probable method of formation of the double-coiled chromonema spirals and the origin of the coiling of the chromonemata into spirals. Cytol. **6**.
- KUWADA, Y., 1937. The hydration and dehydration phenomena in mitosis. Cytol., Fujii Jubil. Vol.
- KUWADA, Y. & T. NAKAMURA, 1933. Behaviour of chromonemata in mitosis. I. Observations of pollen mother cells in *Tradescantia reflexa*. Mem. Coll. Sci. Kyoto Ser. B, **9**.
- KUWADA, Y. & T. NAKAMURA, 1934a. II. Artificial unravelling of coiled chromonemata. Cytol. **5**.
- KUWADA, Y. & T. NAKAMURA, 1934b. III. Observations on living staminate hair cells in *Tradescantia reflexa*. Mem. Coll. Sci. Kyoto, Ser. B, **9**.
- KUWADA, Y. & T. NAKAMURA, 1935b. IV. Double refraction of chromosomes in *Tradescantia reflexa*. Cytol. **6**.
- KUWADA, Y. & T. NAKAMURA, 1935a. VI. Metaphasic and anaphasic longitudinal split of chromosomes in the homotype division in pollen mother cells in *Tradescantia reflexa*. Ebenda **6**.
- KUWADA, Y. & T. SUGIMOTO, 1926. On the structure of the chromosomes in *Tradescantia virginica*. Bot. Mag. Tokyo **40**.

- KUWADA, Y. & T. SUGIMOTO, 1928. On the staining reactions of chromosomes. *Protoplasma* **3**.
- LEE, A. B., 1920. The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division. *Quart. J. Micr. Soc.* **65**.
- LESLEY, M. M. & H. B. FROST, 1927. Mendelian inheritance of chromosome shape in *Matthiola*. *Genetics* **12**.
- LEVAN, A., 1932. Cytological studies in *Allium*. II. Chromosome morphological contributions. *Hereditas* **16**.
- LEVAN, A., 1935. VI. *Ebenda* **20**.
- LEVAN, A., 1936a. Zytologische Studien an *Allium schoenoprasum*. *Ebenda* **22**.
- LEVAN, A., 1936b. Die Cytologie von *Allium cepa*  $\times$  *fistulosum*. *Ebenda* **21**.
- LEVENE, P. & E. LONDON, 1929. The structure of thymonucleic acid. *J. Biol. Chem.* **83**.
- LEWITSKY, G. A., 1927. Experimentally induced translocations of chromosomes from one cell to another. *J. Soc. Bot. Russe* **13**.
- LEWITSKY, G. A. 1929. Investigations on the morphology of chromosomes. *Proc. USSR Congr. Gen., Pl.-Anim.-Breed. Leningrad*.
- LEWITSKY, G. A., 1931a. The morphology of chromosomes. *Bull. Appl. Bot., Gen. Plant Breed.* **27**.
- LEWITSKY, G. A., 1931b. An essay on cytological analysis of the fixing action of the chrom-acetic-formalin and the chromic-formalin. *Bull. Appl. Bot., Gen., Plant. Breed.* **27**.
- LEWITSKY, G. A., 1931c. Experimentally induced alterations of the morphology of chromosomes. *Amer. Nat.* **65**.
- LEWITSKY, G. A., 1934. Fixation changes of the chromosome body. *C. R. Ac. Sci. USSR*.
- LEWITSKY, G. A., 1937. On the genotypic control of structural chromosome changes. *Ebenda* **15**.
- LEWITSKY, G. A. & G. A. ARARATJAN, 1931. Die Veränderungen der Chromosomen unter dem Einfluß der Röntgenstrahlen. *Veröff. f. angew. Bot., Gen. u. Sel.* **27**.
- LEWITSKY, G. A. & G. A. ARARATJAN, 1931. Experimentally induced alterations of the morphology of chromosomes. *Amer. Nat.*
- LEWITSKY, G. A. & G. A. ARARATJAN, 1932. Transformation of chromosomes under the influence of X-rays. *Bull. Appl. Bot., Gen. Plant Breed.* **27**.
- LEWITSKY, G. A. & G. H. SHEPELOWA & N. TITOWA, 1934. Cytology of  $f_1$ ,  $f_2$  and  $f_3$  of X-rayed *Crepis capillaris*. *Lenin Ac. Agric. Sci. USSR. (Plant industry in USSR, Nr. 11.)*
- LEWITSKY, G. A. & M. SIZOWA, 1934. On regularities in chromosome transformation induced by X-rays. *C. R. Ac. Sci. USSR*.
- LEWITSKY, G. A. & M. SIZOWA, 1935. Further studies on regularities in chromosome transformation in *Crepis capillaris* induced by X-rays. *Ebenda*.

- LILLIE, R. S., 1903. On differences in the direction of the electrical convection of certain free cells and nuclei. *Amer. J. Phys.* **8**.
- LILLIE, R. S., 1905a. On the condition determining the disposition of the chromatin filaments and chromosomes in mitosis. *Biol. Bull.* **8**.
- LILLIE, R. S., 1905b. The physiology of cell division. 1. Experiments in the conditions determining the distribution of chromatic matter in mitosis. *Amer. J. Phys.* **15**.
- DE LITARDIÈRE, R., 1921. Le dimorphisme des éléments chromosomiques chez le *Polypodium schneideri* pendant les périodes de télophase et d'interphase. *C. R. Ac. Sci. Paris* **172**.
- LORBEER, G., 1930. Geschlechtsunterschiede im Chromosomensatz und in der Zellgröße bei *Sphaerocarpus Donellii*. *Z. f. Bot.* **23**.
- LORBEER, G., 1934. Die Zytologie der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung allgemeiner Chromosomenfragen. *I. Jahrb. wiss. Bot.* **80**.
- LUDFORD, R., 1928. Studies in the microchemistry of the cell. *I. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* **106**.
- LUNDEGARDH, H., 1913. Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. *Arch. f. Zellf.* **9**.
- LUNDEGARDH, H., 1912. Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. *Jahrb. wiss. Bot.* **51**.
- LUNDEGARDH, H., 1914. Zur Mechanik der Kernteilung. *Svensk Bot. Tidskr.* **8**.
- LUNDEGARDH, H., 1922. Zelle und Cytoplasma. *Handb. Pflanz. Anat.* **1**.
- MACKENSEN, O., 1935. Locating genes on salivary chromosomes. *J. of Hered.* **26**.
- McMAHON, B., 1936. Meiosis in the pollen mother cells of *Listera ovata*. *Cellule* **45**.
- MAEDA, T., 1928. The spiral structure of chromosomes in the sweet peas (*Lathyrus odoratus*). *Bot. Mag. Tokyo* **42**.
- MAEDA, T., 1930. The meiotic divisions in pollen mother cells of the sweet pea. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B.* **5**.
- McCLINTOCK, B., 1933. The association of non-homologous parts of chromosomes in the mid-prophase of meiosis in *Zea mays*. *Z. Zellf.* **19**.
- McCLINTOCK, B., 1934. The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea mays*. *Ebenda* **21**.
- McCLUNG, C. E., 1914. A comparative study of the chromosomes in *Orthopteran spermatogenesis*. *J. of Morph.* **25**.
- McCLUNG, C. E., 1917. The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria* (*Orthoptera*). *Ebenda* **29**.
- McCLUNG, C. E., 1927. Synapsis and related phenomena in *Mecostethus* and *Leptysmia*. *Ebenda* **43**.
- McCLUNG, C. E., 1928. Differential chromosomes in *Mecostethus gracilis*. *Z. Zellf.* **7**.
- McNABB, J. W., 1928. A study of the chromosomes in meiosis, fertilization and cleavage in the grasshopper egg. *J. of Morph.* **45**.

- MAKINO, S., 1936. The spiral structure of chromosomes in the meiotic divisions of *Podisma* (*Orthop'era*). J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. VI, Zool. 5.
- MANTON, I., 1935. Some new evidence on the physical nature of the resting nucleus from intraspecific polyploids. Proc. Roy. Soc. Ser. B, 118.
- MARQUARDT, H., 1937a. Die Meiosis von *Oenothera*. I. Z. f. Zellf. 27.
- MARQUARDT, H., 1937b. Die Röntgenpathologie der Mitose. Z. f. Bot. 31.
- MARQUARDT, H., 1937c. Der Stückaustausch zwischen nicht homologen Chromosomen in Mitosis und Meiosis. Ber. deutsch. Bot.-Ges. 55.
- MARSHAK, A. G., 1931. The morphology of chromosomes of *Pisum sativum*. Cytol. 2.
- MARTENS, P., 1922. Le cycle du chromosome somatique dans les phanérogames. I. Paris quadrifolia. Cellule 32.
- MARTENS, P., 1925. II. *Listera ovata*. Ebenda 36.
- MARTENS, P., 1928. III. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. Ebenda 38.
- MATHER, K., 1934. The behaviour of meiotic chromosomes after X-radiation. Hereditas 19.
- MATHER, K. & L. H. A. STONE, 1933. The effect of X-radiation upon somatic chromosomes. J. of Gen. 28.
- MATSCHECK, H., 1910. Über Eireifung und Eiablage bei *Copepoden*. Arch. f. Zellf. 5.
- MATSUURA, H., 1934. On the number of spiral gyres in the chromonemata. Jap. J. of Gen. 9.
- MATSUURA, H., 1935a. Chromosome studies on *Trillium kamtschaticum*. I. The number of coils in the chromonema of the normal and abnormal meiotic chromosomes and its relation to the volume of chromosomes. Cytol. 6.
- MATSUURA, H., 1935b. II. The direction of coiling of the chromonema within the first meiotic chromosomes of the PMC. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. 5, 3.
- MATSUURA, H., 1937a. III. The mode of chromatid disjunction at the first meiotic metaphase of the PMC. Cytol. 8.
- MATSUURA, H., 1937b. IV. Further studies on the direction of coiling of the chromonema within the first meiotic chromosomes. Ebenda.
- MATSUURA, H., 1937c. V. Abnormal meiotic divisions due to high temperature. Cytol. Fujii Jubil. Vol.
- MATSUURA, H. & T. SUTÔ, 1935. Contribution to the idiogram study in phanerogamous plants. I. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. ser. 5, 5.
- MATTHEY, R., 1931. Chromosomes des reptiles, sauriens, ophidiens et cheloniens. L'évolution de la formule chromosomiale chez les Sauriens. Rev. suisse. zool. 38.
- MATTHEY, R., 1933. Nouvelles contributions a l'étude des chromosomes chez les Sauriens. Ebenda 40.



- MATTHEY, R., 1936. Le problème de l'hétérochromosome chez les Mammifères. Arch. de Biol. **47**.
- MAJUMDAR, G. P. & R. M. DATTA, 1935. The rôle of the nucleolus in the formation of spireme in the pollen mother cells of *Hibiscus mutabilis*. Cytolog. **6**.
- MEHRA, P. N., 1934. Artificial culture of the male gametophyte of *Ephedra*. Current Sci. **3**.
- MERRIMAN, H. L., 1904. Vegetative cell division in *Allium*. Bot. Gaz. **37**.
- METZ, C. W., 1914. Chromosome studies on the *Diptera*. I. A preliminary survey of five different types of chromosome groups in the genus *Drosophila*. J. exp. Zool. **17**.
- METZ, C. W., 1916. III. Additional types of chromosome groups in the *Drosophilidae*. Amer. Nat. **50**.
- METZ, C. W., 1927. Observation on spermatogenesis in *Drosophila*. Z. Zellf. **4**.
- METZ, C. W., 1933. Monocentric mitosis with segregation of chromosomes in *Sciara* and its bearing in the mechanism of mitosis. Biol. Bull. **64**.
- METZ, C. W., 1935a. Structure of the salivary gland chromosomes in *Sciara*. J. of Hered. **26**.
- METZ, C. W., 1935b. Internal structure of salivary gland chromosomes in *Sciara*. Ebenda.
- METZ, C. W., 1936. Effects of mechanical distortion on the structure of salivary gland chromosomes. Biol. Bull. **71**.
- METZ, C. W., & C. H. GAY, 1934a. Chromosome structure in the salivary glands of *Sciara*. Science (N. Y.).
- METZ, C. W. & C. H. GAY, 1934b. Organization of salivary gland chromosomes in *Sciara* in relation to genes. Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A. **20**.
- METZ, C. W. & J. F. NONIDIZ, 1924. The behaviour of the nucleus and chromosomes during spermatogenesis in the Robber Fly *Lasipogon bivittatus*. Biol. Bull. **46**.
- METZ, C. W. & M. S. MOSES & E. HOPPE, 1926. Chromosome behavior and genetic behaviour in *Sciara*. I. Z. ind. Abst. Vererbl. **42**.
- METZNER, R., 1894. Beiträge zur Granulalehre. I. Kern- und Kernteilung. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt.
- MILOWIDOW, P. F., 1932. Einfluß von Wasser hoher Temperatur auf den Kern der Pflanzenzellen im Licht der Nuklealreaktion. Protoplasma **17**.
- MILOWIDOW, P. F., 1936a. Über den Gehalt der hyperchromatischen somatischen Zellkerne an Thymonukleinsäure. Planta **25**.
- MILOWIDOW, P. F., 1936b. La constitution chimique et physico-chimique du noyau cellulaire. Prag.
- MINOUCHI, O., 1927. Spermatogenesis of the Albino Rat (*Mus norvegicus*). Jap. J. Zool. **1**.
- MODILEWSKI, J., 1932. Über den Nukleolus. Bull. Jard. Bot. Kiew **14**.

- MODILEWSKI, J., 1934. Über den Nukleolus (weitere Beiträge). J. Inst. Bot. Ac. Sci. Ukraine.
- VON MÖLLENDORF, M. & W. v. MÖLLENDORF, 1924. Durchtränkungs- und Niederschlagsfärbung. *Ergebn. Anatom.* **25**.
- MOFFETT, A. A., 1936. The cytology of *Lachenalia*. *Cytol.* **7**.
- DE MOL, W. E., 1927a. On chromosome constrictions, satellites and nuceloli in *Hyacinthus orientalis*. *Beitr. Biol. Pfl.* **15**.
- DE MOL, W. E., 1927b. Nucleolar number and size in diploid, triploid and aneuploid Hyacinths. *Cellule* **38**.
- MONTGOMERY, T. H., 1901. A study of the chromosomes of germ cells of *Metazoa*. *Trans. Amer. Phil. Soc.* **20**.
- MORGAN, T. H. & C. B. BRIDGES & J. SCHULTZ, 1934. Report of investigations on the constitution of the germinal material in relation to heredity. *Carnegie Inst. of Washington. Year Book Nr.* **33**.
- MOTTIER, D., 1899. The effect of centrifugal force upon the cell. *Ann. of Bot.* **13**.
- MUKERJI, R., 1930. The "nuclear reaction" in *Apanteles* sp. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* **106**.
- MÜLLER, CL., 1912. Kernstudien an Pflanzen. I, II. *Arch. f. Zellf.* **8**.
- MULLER, H. J., 1935. On the dimension of chromosomes and genes in Dipteran salivary glands. *Amer. Nat.* **69**.
- MULLER, H. J. & A. L. DIPPEL, 1926. Chromosome breakage by X-rays and the production of eggs from genetically male tissue in *Drosophila*. *Brit. J. exp. Biol.* **3**.
- MULLER, H. J. & J. ELLENHORN & A. PROKOFJEWA, 1935. The optical dissociation of *Drosophila* chromosomes by means of ultraviolet light. *Ac. Sci. USSR, Moskau*.
- MULLER, H. J. & S. M. GERSHENSON, 1935. Inert regions of chromosomes as the temporary products of individual genes. *Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A.* **2**.
- MULLER, H. J. & T. S. PAINTER, 1929. The cytological expression of changes in gene alignment produced by X-rays in *Drosophila*. *Amer. Nat.* **63**.
- MULLER, H. J. & A. PROKOFJEWA, 1935a. The structure of the chromosomes of the inert region of the X-chromosome of *Drosophila*. *C. R. Ac. Sci. USSR.* **1**.
- MULLER, H. J. & A. PROKOFJEWA, 1935b. The individual gene in relation to the chromomere and the chromosome. *Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A.* **21**.
- MULLER, H. J. & F. SETTLES, 1927. The nonfunctioning of the genes on spermatozoa. *Z. ind. Abst. Vererbl.* **43**.
- MÜNTZING, A., 1934. Chromosome fragmentation in a *Crepis* hybrid. *Hereditas* **19**.

- NABOURS, R. K. & W. R. B. ROBERTSON, 1933. An X-ray induced chromosomal translocation in *Apotettix eurycephalus* Hancock (Grouse Locusts). Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A. **19**.
- NAKAMURA, K., 1931. Studies on Reptilian chromosomes. II. On the chromosomes of *Eumeces latiscutatus* (Hallowell), a lizard. Cytol. **2**.
- NAKAMURA, T., 1934. Structure of chromosomes variously treated before fixation. Bull. Kagoshima Imp. Coll. Agric. & For.
- NAKAMURA, T., 1937. Double refraction of the chromosomes in paraffin sections. Cytol. Fujii Jubil. Vol.
- NAWASCHIN, M., 1925. Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. Z. f. Zellf. **2**.
- NAWASCHIN, M., 1926a. Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. Ebenda **4**.
- NAWASCHIN, M., 1926. Sur l'association des chromosomes deux par deux durant la cinèse somatique. C. R. Ac. Sci. USSR.
- NAWASCHIN, M., 1927a. Über die Veränderungen von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. Z. Zellf. **6**.
- NAWASCHIN, M., 1927b. On the variation of the number and morphological characters of the chromosomes in interspecific hybrids. Bull. Appl. Bot. Pl. Breed. **17**.
- NAWASCHIN, M., 1928. Amphiplastie — eine neue karyologische Erscheinung. Z. ind. Abst. Vererbl., Suppl. II.
- NAWASCHIN, M., 1931a. Spontaneous chromosome alterations in *Crepis tectorum*. Univ. Cal. Publ. Agric. Sci. **6**.
- NAWASCHIN, M., 1931b. A preliminary report on some chromosome alterations by X-rays in *Crepis*. Amer. Nat. **65**.
- NAWASCHIN, M., 1931c. Chromatin mass and cell volume in related species. Univ. Cal. Publ. Agric. Sci. **6**.
- NAWASCHIN, M., 1932a. The dislocation hypothesis of evolution of chromosome number. Z. ind. Abst. Vererbl. **63**.
- NAWASCHIN, M., 1932b. On the chromatic deficiency in *Crepis* leading to partial sterility and to formation of a heteromorphic pair. Ebenda.
- NAWASCHIN, M., 1933. Altern der Samen als Ursache von Chromosomenmutationen. Planta **20**.
- NAWASCHIN, M., 1934a. Die Methodik der zytologischen Untersuchungen für züchterische Zwecke. Z. f. Züchtg., A, **19**.
- NAWASCHIN, M., 1934b. Chromosome alterations caused by hybridisation and their bearing upon certain general genetic problems. Cytol. **5**.
- NAWASCHIN, M., 1936. Chromosomenanordnung und Chromosomenanomalien in somatischen Metaphasen und ihre Bedeutung für die Theorie der Chromosomenindividualität. Ber. deutsch. Bot. Ges. **54**.
- NAWASCHIN, M. & H. GERASSIMOWA, 1936. Natur und Ursache der Mutationen. I. Das Verhalten und die Cytologie der Pflanzen, die infolge Alterns aus mutierten Keimen stammen. Cytol. **7**.

- NAWASCHIN, M. & H. GERASSIMOWA. Natur und Ursache der Mutationen. III. Über die Chromosomenmutationen, die in den ruhenden Pflanzenkeimen bei deren Altern auftreten können. Ebenda.
- NAWASCHIN, S., 1912. Über den Dimorphismus der Kerne in den somatischen Zellen bei *Galtonia candicans*. Bull. Ac. Imp. Sci. St.-Pétersbourg **22**.
- NAWASCHIN, S., 1914. Sur quelques indices de l'organisation interne du chromosome. (Russisch.)
- NAWASCHIN, S., 1927. Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans*. Ber. deutsch. Bot. Ges. **45**.
- NEBEL, B. R., 1932a. Chromosome structure in *Tradescantiae*. I. Methods and morphology. Z. Zellf. **16**.
- NEBEL, B. R., 1932b. II. The direction of coiling of the chromonema in *Tradescantia reflexa*, *T. virginiana*, *Zebrina pendula* and *Rhoeo discolor*. Ebenda.
- NEBEL, B. R., 1933a. IV. The history of the chromonemata in *Tradescantia reflexa*. Cytol. **5**.
- NEBEL, B. R., 1933b. V. Optical analysis of a somatic telophase chromosome. New York State Agric. Exp. Sta. Techn. Bull. **220**.
- NEBEL, B. R., 1935. VI. Chromosomenstruktur. Ein Ausschnitt. Züchter **7**.
- NEBEL, B. R., 1936. X. An X-ray experiment. Genetics **21**.
- NEBEL, B. R., 1937. Chromosome structure. XII. Further radiation experiments with *Tradescantia*. Amer. J. of Bot. **24**.
- NEBEL, B. R. & M. L. RUTTLE, 1936a. VII. Further observations of coiling in *Tradescantia reflexa*. Amer. Nat. **70**.
- NEBEL, B. R. & M. L. RUTTLE, 1935a. VIII. The direction of coiling in *Tradescantia reflexa* as related to the mode of crossing over. Cytol. **6**.
- NEBEL, B. R. & M. L. RUTTLE, 1935b. IX. *Tradescantia reflexa* and *Trillium erectum*. Amer. J. Bot. **23**.
- NEBEL, B. R. & M. L. RUTTLE, 1937. XIII. Meiosis in *Dissosteira carolina*. Z. Zellf. **26**.
- NEBEL, B. R. & M. L. RUTTLE, 1935b. A comparative study of chromonemata in *Trillium erectum*, *Tradescantia reflexa* and *Dissosteira carolina*. Anat. Rec. **64** (Suppl. 1).
- NĚMEC, B., 1899a. Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Bot. Cbl. **77**.
- NĚMEC, B., 1899b. Über die karyokinetische Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium cepa*. Jahrb. wiss. Bot. **33**.
- NĚMEC, B., 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
- NĚMEC, B., 1915. Einiges über zentrifugierte Pflanzenzelle. Bull. Int. Ac. Sci. Bohême, Prag, **20**.
- NĚMEC, B., 1929. Über Struktur und Aggregatzustand des Zellkerns. Protoplasma **7**.
- NEWTON, W. C. F., 1924. Studies on somatic chromosomes. I. Pairing and segmentation in *Caltonia*. Ann. of Bot. **38**.

- NEWTON, W. C. F., 1927. Chromosome studies in *Tulipa* and some related genera. J. Linn. Soc. Bot. **47**.
- OFFERMANN, C. A., 1936. Branched chromosomes as symmetrical duplications. J. of Gen. **32**.
- OGUMA, K., 1937. Studies on sauropsid chromosomes. III. J. of Gen. **34**.
- OKABE, S., 1929. Meiosis im Oogonium von *Sargassum Horneri* (Turn.). Ag. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., Ser. 4, Biol. **4**.
- OKABE, S., 1930. Mitosen im keimenden Embryo von *Sargassum Horneri* (Turn.). Ag. Ebenda **5**.
- OURA, G., 1936. A new method of unravelling the chromosome spiral. Z. f. wiss. Mikr. **53**.
- OVERTON, E., 1893. Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich **38**.
- OVERTON, J. B., 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen. Jahrb. wiss. Bot. **42**.
- OVERTON, J. B., 1909. On the organisation of the nuclei in the pollen mother cells of certain plants, with special reference to the permanence of the chromosomes. Ann. of Bot. **23**.
- PÄTAU, K., 1935. Chromosomenmorphologie bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* und ihre genetische Bedeutung. Naturwiss. **1935**.
- PÄTAU, K., 1936. Cytologische Untersuchungen an der haploid-parthenogenetischen Milbe *Pediculoides ventricosus*. Zool. Jahrb. **56**.
- PÄTAU, K., 1937a. SAT-Chromosom und Spiralstruktur der Chromosomen der extrakapsulären Körper (*Merodinium* sp.) von *Collozoum inerme*. Cytolog. Fujii Jub. Vol.
- PÄTAU, K., 1937b. Partiiell heterochromatische Chromosomen bei Radiolarien. Arch. f. Protok. **89**.
- PAINTER, T. S., 1933. A new method for the study of chromosome rearrangements and the plotting of chromosome maps. Science (N. Y.), II.
- PAINTER, T. S., 1934a. A new method for the study of chromosome aberrations and the plotting of chromosome maps in *Drosophila melanogaster*. Genetics **19**.
- PAINTER, T. S., 1934b. The morphology of the X-chromosome in salivary glands of *Drosophila melanogaster* and a new type of chromosome map for this element. Genetics **19**.
- PAINTER, T. S., 1934c. Salivary chromosomes and the attack on the gene. J. of Hered. **25**.
- PAINTER, T. S., 1935. The morphology of the third chromosome in the salivary gland of *Drosophila melanogaster* and a new cytological map of this element. Genetics **20**.
- PAINTER, T. S. & A. B. GRIFFEN, 1937. The origin and structure of salivary gland chromosomes of *Simulium virgatum*. Ebenda **22**.
- PAINTER, T. S. & A. B. GRIFFEN, 1937. The structure and the development of the salivary gland chromosomes of *Simulium*. Ebenda **22**.



- PAINTER, T. S. & H. J. MULLER, 1929. Parallel cytology and genetics of induced translocations and deletions in *Drosophila*. J. of Hered. **20**.
- PAINTER, T. S. & W. STONE, 1935. Chromosome fusion and speciation in *Drosophila*. Genetics **20**.
- PEKAREK, J., 1927. Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Kern- und Zellteilung bei Wurzelspitzen von *Vicia faba*. Planta **4**.
- PERRY, K. M., 1932. Mitosis in *Galanthus nivalis*. J. Micr. Soc., 3. Ser. **52**.
- PETO, F. H., 1933. The effect of aging and heat on the chromosomal mutation rate in maize and barley. Canad. J. Agric. Res. **9**.
- P FITZNER, W., 1881. Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns. Morph. Jahrb. **7**.
- PIERCE, W. P., 1936. The relation between cell, nuclear and chromosome dimensions in a sterile violet species-hybrid. Bull. Torrey Bot. Club **63**.
- PINNEY, E., 1908. Organisation of the chromosomes in *Phrynotettix magnus*. Kansas Micr. Sci. Bull. **4**.
- POLITZER, G., 1934. Pathologie der Mitose. Protoplasma-Monogr. **7**.
- PISCHINGER, A., 1926. Die Lage des isoelektrischen Punktes histologischer Elemente als Ursache ihrer verschiedenen Färbbarkeit. Z. Zellf. **3**.
- PROKOFJEW, A. A. (BELGOWSKAJA), 1934. On the chromosome morphology of certain pisces. Cytol. **5**.
- PROKOFJEW, A. A. (BELGOWSKAJA), 1935a. Morphologische Struktur der Chromosomen von *Drosophila melanogaster*. Z. Zellf. **22**.
- PROKOFJEW, A. A. (BELGOWSKAJA), 1935b. On the chromosome morphology of certain amphibia. Cytol. **6**.
- PROKOFJEW, A. A. (BELGOWSKAJA), 1935c. The Y-chromosome in the salivary glands of *Drosophila*. C. R. Ac. Sci. USSR. **1**.
- PROKOFJEW, A. A. (BELGOWSKAJA), 1935d. The structure of the chromocenter. Cytol. **6**.
- PROKOFJEW, A. A. (BELGOWSKAJA), 1937. The structure of the Y-chromosome in the salivary glands of *Drosophila melanogaster*. Genetics **22**.
- PROPACH, H., 1934. Zytologische Untersuchungen an *Limnanthes Douglasii*. Z. Zellf. **21**.
- RABL, C., 1885. Über Zellteilung. Morph. Jahrb. **10**.
- RAO, T. R., 1933. Chromosomal aberrations occurring in un-irradiated grasshoppers. J. Mysore Univ. **7**.
- RAO, T. R., 1934. On the spermatogonial divisions in *Aularches miliaris*. Proc. Ind. Ac. Sci., Sect. B, **1**.
- RESENDE, F., 1936. Die SAT-Chromosomen bei den *Aloinae*. Ber. deutsch. bot. Ges. **54**.
- REUTER, E., 1930. Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen. Acta Zool. Fenn. **9**.
- RICHARDS, A., 1917. The history of the chromosomal vesicles in *Fundulus* and the theory of the genetic continuity of the chromosomes. Biol. Bull. **32**.

- RICHARDSON, M. M., 1936. Structural hybridity in *Lilium martagon album*  $\times$  *Hansonii*. J. of Gen. **32**.
- RIES, E., 1937a. Untersuchungen über den Zelltod. I. Z. Zellf. **26**.
- RIES, E., 1937b. Entwicklungs- und Differenzierungsperioden im Leben der Zelle. Naturwiss. **25**.
- RILEY, H. P., 1936. The effect of X-rays on the chromosomes of *Tradescantia gigantea*. Cytol. **7**.
- ROBERTSON, W. R. B., 1916. Chromosome studies. I. Taxonomic relationships shown in chromosomes of *Tettigidae* and other subfamilies of the *Acrididae*: V-shaped chromosomes and their significance in *Acrididae*, *Locustidae*, and *Gryllidae*: chromosomes and variation. J. of Morph. **27**.
- ROBERTSON, W. R. B., 1931a. Chromosome studies. II. Synapsis in the *Tettigidae*, with special reference to the praesynaptic split. Ebenda **51**.
- ROBERTSON, W. R. B., 1931b. A split in chromosome about to enter the spermatid (*Paratettix texanus*). Genetics **16**.
- ROHWEDER, H., 1934. Beiträge zur Systematik und Phylogenie des Genus *Dianthus*. Jahrb. wiss. Bot. **66**.
- ROSANOWA, M., 1930. Über die Reorganisation der Chromosomen und Genmutationen bei den Pflanzen unter dem Einfluß der X-Strahlen und des Radiums. Žurn. Russ. Bot. Obsc. **14**.
- ROSENBERG, O., 1899. Physiologisch-zytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Diss. Bonn.
- ROSENBERG, O., 1904. Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora **93**.
- ROSENBERG, O., 1909a. Über den Bau des Ruhekerns. Svensk Bot. Tidskr. **3**.
- ROSENBERG, O., 1909b. Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia*  $\times$  *rotundifolia*. K. Svensk. Vet. Akad. Handl. **43**.
- RÜCKERT, J., 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeis bei Selachiern. Anat. Anz. **7**.
- RUNNSTRÖM, J., 1925. Über den Einfluß des Kalimangels auf das Seeigelei. Experimentelle Beiträge zur Kenntnis des Plasmabaus, der Teilung und der Determination des Eies. Pubbl. Staz. Zool. Napoli **6**.
- RUTTLE, M. L. & B. R. NEBEL, 1937. Chromosome structure XI. *Hordeum vulgare* L. and *Secale cereale* L. Cytolog., Fujii Jub. Vol.
- SAKAMURA, T., 1914. Studien über die Kernteilung bei *Vicia cracca*. Bot. Mag. Tokyo **28**.
- SAKAMURA, T., 1915. Über die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia faba*. Ebenda **29**.
- SAKAMURA, T., 1916. Über die Beeinflussung der Zell- und Kernteilung durch die Chloralisierung mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen. Ebenda **30**.
- SAKAMURA, T., 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **39**.

- SAKAMURA, T., 1920a. Chromosomenuntersuchung an frischem Material. Protoplasma 1.
- SAKAMURA, T., 1937b. Fixierung der Chromosomen in siedendem Wasser. Bot. Mag. Tokyo 41.
- SANDS, H.C., 1923. The structure of the chromosomes in *Tradescantia virginica*. Amer. J. Bot. 10.
- SANDS, H.C., 1925. A microdissection of the pachytene threads of *Tradescantia virginica* with observations of some aspects of mitosis. J. Gen. Phys. 9.
- SAPĚHIN, A. A., 1930. Röntgenmutationen beim Weizen. Züchter.
- SASS, J. E., 1934. Chromosome fragmentation in *Lilium tigrinum* Ker. Amer. Nat. 68.
- SATÔ, D., 1937. Polymorphism of karyotypes in *Galanthus* with special reference to the SAT-chromosome. Bot. Mag. Tokyo 51.
- SAX, H. J. & K. SAX, 1935. Chromosome structure and behaviour in mitosis and meiosis. J. Arn. Arbor. 16.
- SAX, K., 1930. Chromosome structure and mechanism of crossing over. J. Arn. Arbor. 11.
- SAX, K., 1935. Chromosome structure in the meiotic chromosomes of *Rhoeo discolor*. Ebenda 16.
- SAX, K., 1936. Chromosome coiling in relation to meiosis and crossing over. Genetics 21.
- SAX, K. & L. M. HUMPHREY, 1935. Structure of meiotic chromosomes in microsporogenesis of *Tradescantia*. Bot. Gaz. 96.
- SAX, K. & H. J. SAX, 1933. Chromosome number and morphology in the conifers. Genetics 9.
- SCHAEDE, R., 1925. Untersuchungen über Zelle, Kern und ihre Teilung am lebenden Objekt. Beitr. Biol. Pfl. 14.
- SCHAEDE, R., 1926. Über die Struktur des ruhenden Kerns. Ber. deutsch. Bot. Ges. 44.
- SCHAEDE, R., 1927. Vergleichende Untersuchungen über Zytoplasma, Kern und Kernteilung im lebenden und fixierten Zustand. Protoplasma 3.
- SCHAEDE, R., 1929. Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkerns in der Ruhe und in der Teilung. Ergebn. d. Biol. 5.
- SCHAEDE, R., 1930. Zentrifugalversuche mit Kernteilungen. Planta 11.
- SCHAEDE, R., 1935. Beiträge zum Artefaktproblem. Protoplasma 23.
- SCHAEDE, R., 1936. Untersuchungen mit der Nuklealreaktion an Kern und Kernteilung. Planta 26.
- SCHAEDE, R., 1937. Anordnung und Gestalt der Chromosomen von *Galtonia candicans*. Ber. deutsch. Bot. Ges. 55.
- SCHAFFSTEIN, G., 1935. Untersuchungen über den Feinbau der Prophase-chromosomen in der Reduktionsteilung von *Lilium martagon*. Z. Zellf. 22.
- SCHMIDT, W. J., 1928. Der submikroskopische Bau des Chromatins. I. Über die Doppelbrechung des Spermienkopfes. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Phys. 45.

- SCHMIDT, W. J., 1932a. Der submikroskopische Bau des Chromatins. III. Über die Doppelbrechung der Isosporenkerne von *Thalassicola*. Arch. f. Protk. **78**.
- SCHMIDT, W. J., 1932b. Die Doppelbrechung der  $\alpha$ -Thymonukleinsäure im Hinblick auf die Doppelbrechung des Chromatins. Naturwiss. **20**.
- SCHMIDT, W. J., 1936a. Doppelbrechung von Kernspindel und Chromosomen im lebenden sich furchenden Ei von *Psammecinus miliaris*. Ber. oberhess. Ges. Nat.- u. Heilk. Gießen **17**.
- SCHMIDT, W. J., 1936b. Doppelbrechung von Chromosomen und Kernspindel in der lebenden Zelle. Ebenda **24**.
- SCHMIDT, W. J., 1937. Die Doppelbrechung von Karyoplasma, Zytoplasma und Metaplasma. Protoplasma-Monogr. **11**.
- SCHNEIDER, ANTON, 1873. Untersuchungen an *Plathelminthen*. 14. Ber. oberhess. Ges. Nat.- u. Heilk. Gießen.
- SCHNEIDER, K. C., 1910. Histologische Mitteilungen. III. Chromosomen-genese. Festschr. f. R. Hertwig. **1**.
- SCHRADER, F., 1928. The sex chromosomes. Zellen- und Befruchtungslehre in Einzeldarstellungen. Berlin.
- SCHRADER, F., 1932. Recent hypotheses on the structure of spindles in the light of certain observations in *Hemiptera*. Z. wiss. Zool. **142**.
- SCHRADER, F., 1935. Notes on the mitotic behaviour of long chromosomes. Cytol. **6**.
- SCHRADER, F., 1936. The kinetochore or spindle fiber locus in *Amphiuma tridactylus*. Biol. Bull. **70**.
- SCHRADER, F. & S. HUGHES-SCHRADER, 1926. Haploidy in *Icerya purchasi*. Z. wiss. Zool. **128**.
- SCHRAMMEN, F. R., 1902. Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*. Verh. nat. Ver. preuß. Rheinl. u. Westphal. **59**.
- SCHREINER, A. & K. E. SCHREINER, 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I., II. Arch. de Biol. **22**.
- SCHULTZ, J., 1936. Variegation in *Drosophila* and the inert regions. Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A.
- SCHUSTOW, L. v., 1913. Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. Arch. f. Zellf. **11**.
- SCOTT, G., 1930. The disposition of the fixed mineral salts during mitosis. Bull. Hist. Appl. **7**.
- SEILER, J., 1914. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Arch. f. Zellf. **13**.
- SEILER, J., 1922. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. III. Arch. f. Zellf. **16**.
- SEILER, J., 1925. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Arch. Julius Klaus Stiftg. **1**.

- SEILER, J. & C. B. HANIEL, 1921. Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung bei *Lymantria monacha*. Z. ind. Abst. Vererbl. 27.
- SENJANINOWA, M., 1926. Das Verhalten des Nukleolus und der Trabanten während der somatischen Mitose und der Reifeteilungen bei *Ranunculus acer*. Z. Zellf. 3.
- SENN, H. A., 1935. Chromosome number and morphology in *Olisthanella virginiana*. Zool. Anz. 111.
- SHARP, L. W., 1913. Somatic chromosomes in *Vicia*. Cellule 29.
- SHARP, L. W., 1920. Somatic chromosomes in *Tradescantia*. Amer. J. of Bot. 8.
- SHARP, L. W., 1929. Structure of large somatic chromosomes. Bot. Gaz. 88.
- SHARP, L. W., 1934. Introduction to Cytology. 3. Aufl. New York, London.
- SHIMAKURA, K., 1935. The structure of bivalent chromosomes in *Acrididae*, with a review of the methods of investigation. Jap. J. of Gen. 11.
- SHIMAKURA, K., 1937. The chromonemata observed in the fresh pollen mother-cells of *Trillium Kamtschaticum* Pall. mounted with saccharose solution. Cytol., Fujii Jubil. Vol.
- SHIGENAGA, M., 1933. On the action of sodium glycocholate on nucleis and chromosomes. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B, 8.
- SHIMOTOMAI, N., 1927. Über Störungen der meiotischen Teilungen durch niedere Temperatur. Bot. Mag. Tokyo 41.
- SHIMOTOMAI, N. & Y. KOYAMA, 1932. Geschlechtschromosomen bei *Pogonatum inflexum* Lindb. und Chromosomenzahlen bei einigen anderen Laubmoosen. J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, 1.
- SHINJI, O., 1931. The evolutional significance of the chromosomes of *Aphididae*. J. of Morph. 51.
- SHINKE, N., 1929. Chromosome arrangement. IV. The meiotic division in pollen mother cells of *Sagittaria Aginashi* usw. Mem. Coll. Kyoto Imp. Univ., Ser. B, 4.
- SHINKE, N., 1930. On the spiral structure of chromosomes in some higher plants. Ebenda 5.
- SHINKE, N., 1934. Spiral structure of chromosomes in meiosis in *Sagittaria Aginashi*. Ebenda 9.
- SHINKE, N., 1937. An experimental study on structure of living nuclei in the resting stage. Cytol. Fujii Jubil. Vol.
- SHINKE, N. & M. SHIGENAGA, 1933. A histochemical study of plant nuclei in rest and mitosis. Cytol. 4.
- SHOWALTER, A. M., 1928. The chromosomes of *Pellia Neesiana*. Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A.
- SIMONET, M., 1931. Étude génétique et cytologique de *Iris pallida* × *teetorum*. Bull. Soc. Bot. France 78.
- SIMONET, M., 1934. Nouvelles recherches cytologiques et génétiques chez les Iris. Ann. Sci. Nat. Bot., 10. sér.



- SINOTÔ, Y. & A. YUASA, 1935. Spiral structure of salivary chromosomes in *Lycoreia (Sciara)* and *Drosophila*. Jap. J. Gen. **19**.
- SINOTÔ, Y., 1937. Karyotype analysis in the F<sub>1</sub>-hybrids of cristate and normal forms of *Rumex acetosa*. Cytol. Fujii Jubil. Vol. **2**.
- SMALL, I., 1929. Hydrogen-ion concentration in plant cells and tissues. Proto-plasma-Monogr. **2**.
- DE SMET, E., 1914. Chromosomes, prochromosomes et nucléoles dans quelques Dicotylées. Cellule **29**.
- SMITH, B. G., 1929. The history of the chromosomal vesicle in the segmenting egg of *Cryptobranchus allegheniensis*. J. of Morph. **47**.
- SMITH, F. H., 1933. The relation of the satellitès to the nucleolus of *Galtonia candicans*. Amer. J. Bot. **20**.
- SMITH, F. H., 1932. The structure of the somatic and meiotic chromosomes of *Galtonia candicans*. Cellule **41**.
- SMITH, F. H., 1934. Prochromosomes and chromosome structure in *Impatiens*. Proc. Amer. Phil. Soc. **74**.
- SMITH, S. G., 1935. Chromosome fragmentation produced by crossing over in *Trillium erectum*. J. of Gen. **30**.
- SOROKIN, H., 1929. Idiograms, nucleoli and satellites of certain *Ranunculaceae*. Amer. J. of Bot. **16**.
- SPRUMONT, G., 1928. Chromosomes and satellites dans quelques espèces d'*Ornithogalum*. Cellule **38**.
- STEBBINS, G. L., 1935. Chromosome structure and the mechanism of meiosis in plants. Amer. Nat. **69**.
- STERN, C., 1928. Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung. Ergebn. d. Biol. **4**.
- STERN, C., 1934. On the occurrence of translocations and autosomal non-disjunction in *Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A. **21**.
- STONE, L. H. A., 1933. The effect of X-radiation on the meiotic and mitotic divisions of certain plants. Ann. of Bot. **41**.
- STOW, J., 1927. A cytological study of pollen sterility in *Solanum tuberosum*. Jap. Journ. of Bot. **3**.
- STOW, I., 1935. On the correlation between satellites and the leaf shape in *Parideae* from Hokkaido. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. 5, Bot. **6**.
- STRASBURGER, E., 1875. Über Zellbildung und Zellteilung. Jena.
- STRASBURGER, E., 1876. Über Zellbildung und Zellteilung nebst Untersuchungen über Befruchtung. (2. Aufl.)
- STRASBURGER, E., 1880. Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl.
- STRASBURGER, E., 1882. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. **21**.
- STRASBURGER, E., 1888. Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich nebst einem Anhang über Befruchtung. Histol. Beitr., Heft 1. Jena.
- STRASBURGER, E., 1895. Karyokinetische Probleme. Jahrb. wiss. Bot. **28**.

- STRASBURGER, E., 1910. Chromosomenzahl. *Flora* **100**.
- STRAUB, J., 1936. Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis II. *Z. f. Bot.* **30**.
- STROHMAYER, G., 1935. Beiträge zur experimentellen Zytologie. *Planta* **24**.
- STRUGGER, S., 1929. Beitrag zur Kolloidchemie des pflanzlichen Ruhekernes. *Protoplasma* **10**.
- STRUGGER, S., 1930. Zur Kolloidchemie des ruhenden Zellkernes. *Mitt. naturw. Ver. Neuvorpommern und Rügen* **57**.
- STRUGGER, S., 1932. Über das Verhalten des pflanzlichen Zellkernes gegenüber Anilinfarbstoffen. Ein Beitrag zur Methodik der Bestimmung des isoelektrischen Punktes der Kernphasen. *Planta* **18**.
- STURDIVANT, H. P., 1934. Studies on the spermatocyte division in *Ascaris megalocephala*; with special reference to the central bodies, Golgi complex and mitochondria. *J. of Morph.* **55**.
- STURTEVANT, A. H. & C. C. TAN, 1937. The comparative genetics of *Drosophila pseudoobscura* and *D. melanogaster*. *J. of Gen.* **34**.
- SUEMATSU, S., 1936. Karyological studies of *Spirogyra* by means of nucleal-reaction. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daig., Sect. B*, **3**.
- SUTTON, W. S., 1902. On the morphology of the chromosomes in *Brachystola magna*. *Biol. Bull.* **4**.
- SWESCHNIKOWA, I., 1929. Reduction division in the hybrids of *Vicia*. *Proc. USSR. Congr. Gen.* **2**.
- SWEZY, O., 1935. Somatic chromosomal variation in root-tips in *Crepis*. *Cytol.* **6**.
- TÄCKHOLM, G., 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. *Acta Horti Bergiani* **7**.
- TAHARA, M., 1921. Zytologische Studien an einigen Kompositen. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo* **43**.
- TAMURA, O., 1923. Morphologische Studien über Chromosomen und Zellkerne. *Arch. f. Zellf.* **17**.
- TAN, C. C., 1935a. Identification of the salivary chromosomes in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Ac. Sci. U. S. A.* **21**.
- TAN, C. C., 1935b. Salivary gland chromosomes in two races of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **20**.
- TANNREUTHER, G. W., 1923. Nutrition and reproduction in *Euglena*. *Arch. f. Entwmech.* **52**.
- TARNAWSCHI, I. T., 1935. Études caryo-systématiques sur le genre *Pulmonaria* L. basées sur la morphologie des chromosomes et la meiose. *Bul. Fac. St. Cernauti* **9**.
- TATUNO, S., 1933. Geschlechtschromosomen bei einigen Lebermoosen. I.—III. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B*, **2**.
- TATUNO, S., 1935. Heterochromosomen der Lebermoose. I. *Tokyo Bot. Mag.* **49**.
- TAYLOR, W. R., 1922. Organisation of heterotypic chromosomes. *Science* **56**.

- TAYLOR, W. R., 1924. Cytological studies on *Gasteria*. I. Chromosome shape and individuality. *Amer. J. Bot.* **11**.
- TAYLOR, W. R., 1925a. II. A comparison of the chromosomes of *Gasteria*, *Aloe* and *Haworthia*. *Ebenda* **12**.
- TAYLOR, W. R., 1925b. The chromosome morphology of *Veltheimia*, *Allium* and *Cyrtanthus*. *Ebenda* **12**.
- TAYLOR, W. R., 1925c. Chromosomes constrictions as distinguishing characteristics in plants. *Ebenda* **12**.
- TAYLOR, W. R., 1926. Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera. *Ebenda* **13**.
- TAYLOR, W. R., 1931. Chromosome studies in *Gasteria*. III. Chromosome structure during microsporogenesis and the postmeiotic mitosis. *Ebenda* **18**.
- TELEZYŃSKI, H., 1930. Le cycle du chromosome somatique. I. Observations vitales sur les poils staminaux de *Tradescantia virginiana*. *Acta Soc. Bot. Pol.* **7**.
- TELEZYŃSKI, H., 1931. Le cycle évolutif du chromosome somatique. II. Observations sur le matériel fixé (racines d'*Haemanthus Katharinae*). *Ebenda* **8**.
- THOMAS, P. T., 1936. Genotypic control of chromosome size. *Nature* **138**.
- TINNEY, F. W., 1935a. Chromosome structure and behaviour in *Sphaerocarpus*. *Amer. J. Bot.* **22**.
- TINNEY, F. W., 1935b. Chromosome structure and behaviour in *Sphaerocarpus texanus*. *Ebenda*.
- TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1937. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. *Wiss. Forschgber., naturwiss. Reihe* **42**.
- TISCHLER, G., 1918. Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis* var. *pseudodonax*. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* **36**.
- TISCHLER, G. Allgemeine Pflanzenkaryologie. *Handb. d. Pflanzenanat.* I/1. 1. Aufl. Berlin 1922. 2. Aufl., 1. Teil, 1934.
- TISCHLER, G., 1928. Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. *Biol. Cbl.* **48**.
- TRANKOWSKY, D. A., 1930. Leitkörperchen der Chromosomen bei einigen Angiospermen. *Z. Zellf.* **10**.
- TSCHENZOFF, B., 1916. Die Kernteilung bei *Euglena viridis*. *Arch. f. Protok.* **36**.
- TSCHERNOJAROW, M., 1914. Über die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkern von *Najas maior*. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* **32**.
- TUAN, HSU-CHIAN, 1931. Unusual aspects of meiotic and postmeiotic chromosomes of *Gasteria*. *Bot. Gaz.* **92**.
- ÜBER, F. M. & T. H. GOODSPEED, 1935. Microincineration studies. II. Localization of ash-yielding substances during meiosis and its possible significance in X-irradiation phenomena. *Bot. Gaz.* **97**.
- ULLRICH, H., 1936. Einige Beobachtungen über Doppelbrechung am lebenden Protoplasten, an verschiedenen Zellorganellen sowie der Zellwand. *Planta* **26**.

- UNGER, H., 1936. Beitrag zur Chromosomenforschung der Vögel. Z. Zellf. **25**.
- UPCOTT, M., 1936a. The mechanics of mitosis in the pollen-tube of *Tulipa*. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, **121**.
- UPCOTT, M., 1936b. The parents and progeny of *Aesculus carnea*. J. of Gen. **33**.
- UPCOTT, M., 1936c. The origin and behaviour of chiasmata. XII. *Eremurus spectabilis*. Cytol. **7**.
- UPCOTT, M., 1937a. Spontaneous chromosome changes in pollen grains. Nature (Lond.) **139**.
- UPCOTT, M., 1937b. The genetic structure of *Tulipa*. I. Structural hybridity. J. of Gen. **34**.
- VEJDOWSKÝ, F., 1912. Zum Problem der Vererbungsträger. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag.
- VONWILLER, P. & A. AUDOWA, 1933. Mikrodisektion an der Speicheldrüse von *Chironomus*. Protoplasma **19**.
- VOSS, H., 1933. Die Verteilung der Thymonukleinsäure in den Kernfäden (Chromosomen) und im Arbeitskern. Z. mikr.-anat. Forschg. **33**.
- WADA, B., 1933. Mikrodisektion der Chromosomen von *Tradescantia reflexa*. Cytol. **4**.
- WADA, B., 1935. Mikrurgische Untersuchungen lebender Zellen in der Teilung. II. Ebenda **6**.
- WALTHER, E., 1929. Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an einigen Nitellen. Arch. Jul. Klaus Stiftg. **4**.
- WARTH, G., 1925. Zytologische, histologische und stammesgeschichtliche Fragen aus der Gattung *Fuchsia*. Z. ind. Abst. Vererbl. **38**.
- WASSERMANN, F., 1929. Die lebendige Masse. Handb. mikr. Anat. d. Menschen.
- WENRICH, D. H., 1916. The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus* with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard **60**.
- WENRICH, D. H., 1917. Synapsis and chromosome organisation in *Chorthippus* (*Stenobothrus*) *curtipennis* and *Trimopteris suffusa* (Orthoptera). J. of Morph. **29**.
- WERNER, O. S., 1927. The chromosomes in the Indian runner duck. Biol. Bull. **52**.
- WHITE, M. J. D., 1935a. Eine neue Form von Tetraploidie nach Röntgenbestrahlung. Naturwiss. **23**.
- WHITE, M. J. D., 1935b. The effects of X-rays in mitosis in the spermatogonial divisions of *Locusta migratoria*. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, **119**.
- WHITE, M. J. D., 1936. The chromosome cycle of *Ascaris megaloecephala*. Nature (London) **137**.
- WILSON, E. B., 1896. Archoplasm, centrosome and chromatin in the sea urchin egg. J. of Morph. **11**.
- WILSON, E. B., 1911. Studies on chromosomes. VII. Ebenda **22**.
- WILSON, E. B., VIII. 1912, J. exp. Zool. **13**.
- WILSON, E. B., 1925. The cell in development and heredity. 3. Aufl. New York.

- WILSON, E. B., 1931. The distribution of sperm-forming materials in Scorpions. *J. of Morph.* **52**.
- WILSON, E. B., 1933. Polyploidy and Metaphase patterns. *Ebenda* **53**.
- DE WINIWARDER, H., 1931. Évolution de l'hétérochromosome chez *Tettigonia* (*Decticus*) *albifrons*. *Arch. de Biol.* **42**.
- WITSCHL, E., 1935. The chromosomes of hermaphrodites. I. *Lepas anatifera*. *Biol. Bull.* **68**.
- WOYCICKI, Z., 1906. Über die Einwirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollenmutterzellen und deren Produkte bei *Larix dahurica*. *Bull. Ac. Sci. Cracovie, Classe sci. math.-nat.*
- WRINCH, D. M., 1934. Chromosome behaviour in terms of protein pattern. *Nature (Lond.)* **134**.
- WRINCH, D. M., 1935. Chromosomes and molecular aggregates. *Int. Bot. Congr. Amsterdam* **2**.
- WRINCH, D. M., 1936. On the molecular structure of chromosomes. *Protoplasma* **25**.
- WULFF, H. D., 1934. Ein Beitrag zur Bedeutung der Trabantenchromosomen. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* **52**.
- YAMAHARA, G., 1926. Über die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen nebst dem Artefaktproblem in der Pflanzenzytologie. *Bot. Mag. Tokyo* **40**.
- YAMAHARA, G., 1927. Experimentelle zytologische Beiträge. III. Über die Wirkung einiger Chemikalien auf die Pollenmutterzellen von *Daphne odora*. *Thunb. Ebenda* **41**.
- YAMAHARA, G., 1935. Über die  $pH$ -Schwankung in der sich teilenden Pollenmutterzelle einiger Pflanzen. *Cytol.* **6**.
- YAMAHARA, G. & T. ISHII, 1932. Über die Ionenwirkung auf die Chromosomen der Pollenmutterzellen von *Tradescantia reflexa*. I. *Cytol.* **3**.
- YAMAMOTO, Y., 1935. Karyogenetische Untersuchungen bei der Gattung *Rumex*. IV. Ein Fall einfacher Translokation bei *Rumex acetosa*. *Cytol.* **6**.
- YAMPOLSKY, C., 1937. The Cytology of the ovarian trichomes of *Mercurialis annua*. *Cytolog.* **8**.
- YASUI, K., 1935. On the structure of the chromosomes in the salivary gland cell of *Drosophila melanogaster*. *Cytol.* **6**.
- ZEIGER, K., 1934. Zur Strukturanalyse der Chromosomen von *Salamandra*. *Z. Zellf.* **20**.
- ZEIGER, K., 1935. Zum Problem der vitalen Struktur des Zellkerns. *Ebenda* **22**.
- ZEEUW, J. de, 1935/36. Recherches sur les noyaux euchromozentriques et leur divisions. *Cellule* **44**.
- ZIRKLE, C., 1928. Nucleolus in root tip mitosis in *Zea mays*. *Bot. Gaz.* **86**.
- ZIRKLE, C., 1931. Nucleoli of the root tip and cambium of *Pinus strobus*. *Cytol.* **2**.



## Autorenregister

---

- Abele, K., 125  
Agar, W. E., 12, 13  
Alberti, W., 47, 48  
Allen, C. E., 34, 83  
Alverdes, F., 99, 113  
Amma, K., 34  
Anderson, E. G., 52  
Andres, A. H., 16  
Araratjan, G. A., 47  
Atabekowa, A. J., 47  
Audova, A., 114  
Avdulov, N. P., 7  
Avery, P., 47, 61, 71  
  
Babcock, E. B., 7, 26, 61  
Badian, J., 6  
Balbiani, E. G., 99  
Baranetzky, J., 59, 60, 61, 62, 71  
Barigozzi, C., 115, 137  
Bauer, H., 26, 33, 35, 40, 67, 90,  
95, 99, 100, 101, 103, 104, 105,  
106, 107, 108, 109, 110, 111, 112,  
113, 116, 117, 118, 120, 121, 122,  
128, 135, 136, 143  
Beams, H. W., 100  
Becker, W. A., 139  
Behre, K., 7  
Bělař, K., 2, 8, 12, 16, 17, 39, 69,  
78, 81, 83, 85, 91, 92, 93, 94, 96,  
138, 139  
Belling, J., 16, 46, 59, 83, 84, 86, 144  
van Beneden, E., 1, 79  
Berger, C. A., 101, 132  
Binder, S., 59, 61  
Blackburn, K. B., 5, 6  
Blakeslee, A. F., 45  
Blunt, G. M., 94, 96  
Bonnievie, K., 20, 59, 62, 71, 78, 90,  
93  
Bonnet, J., 8  
Boche, R. D., 56  
Boveri, Th., 1, 20, 37, 125, 134  
Brachet, J., 115, 135  
Breslawetz, L., 12  
Bridges, C. B., 100, 101, 103, 110, 114  
Brunelli, G., 61  
Bryden, W., 10  
Buchner, P., 59, 61  
Buck, J. B., 101, 105, 109, 110, 111  
Burström, D., 101  
  
Cameron, D. R., 7, 26  
Camp, J. van, 30  
Carnoy, J. B., 59  
Carothers, E., 13, 93  
Carruthers, D., 81  
Caspersson, T., 86, 95, 101, 115,  
135, 136, 137, 145  
Chambers, R., 85, 91, 138, 139  
Chen, Tze-Tuan, 13, 27, 30  
Christoff, M., 30  
Clausen, J., 61  
Cleland, R. E., 45  
Conard, A., 31  
Corey, H. I., 38  
  
Dangeard, P., 35  
Dark, S. O. S., 59

- Darlington, C. D., 6, 10, 14, 15, 16,  
17, 23, 45, 50, 57, 60, 61, 62,  
63, 70, 71, 75, 77, 78, 81, 86, 87,  
88, 105, 119, 122, 132, 140, 141,  
143  
Datta, R. M., 30  
Dawson, J. A., 33  
Dawydow, W., 99  
Dearing, W. H., 26, 27, 86  
Dehorne, A., 61, 71, 75  
Delaunay, L. N., 8, 10, 12, 24, 52,  
56  
Demerec, M., 47, 52, 101, 137  
Dermen, H., 30  
Digby, L., 81  
Dippel, A. L., 47  
Dobell, C. C., 12  
Dobzhansky, Th., 26, 56, 101, 106,  
122  
Donald, H. P., 56  
Doutreligne, J., 30, 31, 35, 36  
Doyle, W. L., 101, 103  
Drawert, H., 139  
Dubinin, N. P., 101, 111  
  
Edwards, C. L., 20  
Eichhorn, A., 23, 36  
Eisen, G., 83  
Ellenhorn, J., 52, 90, 101, 114, 118  
Emmens, C. W., 15, 101, 114  
Emsweller, S. L., 45  
Erdmann, Rhoda, 7, 8  
Euler, H. v., 101  
Evans, H. M., 8  
  
Fankhauser, G., 9  
Faulkner, G., 135  
Fernandes, A., 12, 29  
Feulgen, R., 15, 134  
Fikry, M., 30  
Flemming, W., 1  
Francini, E., 30  
Frankel, O. H., 17  
Fraser, H., 81  
  
Frolowa, S. L., 45, 72, 82, 101, 105,  
108, 109, 110, 111, 112, 113, 120,  
132, 136, 137  
Frost, H. B., 11, 67  
Fujii, K., 61, 63, 96  
Funoaka, S., 137  
  
Gates, R. R., 52  
Gavaudan, P. 30  
Gay, C. H., 100  
Geitler, L., 7, 9, 13, 14, 15, 16, 17,  
20, 26, 27, 29, 31, 32, 35, 37, 39,  
44, 57, 59, 61, 63, 66, 68, 69, 71,  
72, 75, 82, 83, 86, 89, 103, 105,  
106, 108, 109, 111, 112, 119, 123,  
125, 127, 129, 131, 132, 135, 141,  
142, 143  
Gelei, J., 83  
Gentscheff, G., 30  
Georgewitsch, P., 30, 90  
Gerassimowa, H., 47, 52  
Gershenson, S. M., 44, 47, 52  
Ghimpu, V., 23, 31  
Goodspeed, T. H., 47, 61, 71  
Gotoh, K., 52  
Graubard, M. A., 56  
Gray, J., 138, 139  
Grégoire, V., 35, 79  
Gregory, P. H., 61  
Gresson, R., 135  
Griffen, A. B., 72, 82, 105, 109, 112,  
123, 131, 132, 143  
Guignard, L., 1, 12, 86  
Gustafsson, A., 47, 50, 75  
Gusuleac, M., 12  
Gutherz, S., 34  
  
Haase-Bessell, G., 137  
Haecker, V., 79  
Haga, T., 12, 52, 61, 65, 74, 82  
Hammarsten, E., 135  
Hammet, F. S., 10  
Hance, R. T., 8  
Haniel, C. B., 34, 46

- Hartmann, O., 10  
 Harvey, L., 135  
 Haselwarter, A., 10  
 Haupt, G., 35  
 Heberer, G., 34, 44  
 Hedayetullah, S., 61  
 Heidenhain, M., 81, 128  
 Heitz, E., 7, 12, 14, 24, 25, 26, 27,  
     29, 30, 34, 35, 38, 39, 40, 41, 43,  
     44, 45, 52, 60, 66, 82, 86, 89, 90,  
     96, 97, 98, 99, 101, 103, 107, 108,  
     110, 111, 112, 113, 119, 120, 123  
 Hellström, H., 101  
 Helwig, E. R., 47, 50, 51  
 Henking, H., 34  
 Hertwig, G., 101, 110, 128, 129  
 van Herwerden, M. A., 61  
 Heuser, E., 1  
 Hibbard, H., 135  
 Hoare, G. V., 61  
 Holt, C. M., 86  
 Hollingshead, L., 45  
 Hoover, M., 101  
 Horne, A. S., 20  
 Hruby, K., 94, 95  
 Hsu-Siang, 61  
 Hughes, R. D., 101  
 Hughes-Schrader, S., 4, 8  
 Humphrey, L. M., 61, 70, 71, 75  
 Huskins, C. L., 61, 63, 65, 70, 82,  
     84, 88, 95  
 Husted, L., 47, 54, 55, 56, 57, 61  
 Huth, W., 86  
  
 Inariyama, S., 54, 61  
 Iriki, S., 61  
 Ishii, T., 61, 63, 139  
 Iwata, J., 61, 63  
  
 Jachimsky, H., 35, 45, 86, 141,  
     142  
 Jacobj, W., 128  
 Jameson, A. P., 12  
 Jane, F. W., 61  
  
 Janaki-Ammal, E. K., 34  
 Janssens, F. A., 59, 60  
 Jenkins, J. A., 7  
 Jentsch, S., 8  
 Jones, H. A., 45  
 Jørgensen, M., 84  
 Junker, H., 39  
  
 Kachidze, N. T., 47  
 Kato, K., 17, 61, 63  
 Kaufmann, B. P., 15, 26, 35, 47, 52,  
     61, 65, 71, 75, 77, 114  
 Keller, R., 140  
 Kessler, W. R., 33  
 Keuneke, W., 34  
 Kikkawa, H., 101  
 Kiesel, A., 134, 136, 137, 138  
 King, R. L., 100  
 Knapp, E., 44, 47, 75, 141  
 Koch, A., 135  
 Koerperich, J., 79, 80  
 Köhler-Wieder, R., 19, 35, 81  
 Körnicke, M., 47  
 Koller, P. C., 15, 47, 50, 56, 86, 101,  
     111, 113, 115, 122, 140  
 Koltzoff, N. K., 60, 101, 110, 137  
 Kornhauser, S. I., 34  
 Koshy, T. K., 61, 77  
 Kostoff, D., 47, 51, 99  
 Koyama, J., 35  
 Kretschmer, H., 35, 86  
 Kriechenbauer, H., 19  
 Krimmel, O., 34  
 Kuhn, E., 35  
 Kuwada, Y., 10, 17, 40, 60, 61, 63,  
     65, 70, 81, 82, 92, 95, 96, 138, 139  
  
 Lee, A. B., 94  
 Lesley, M. M., 11, 67  
 Levan, A., 12, 29, 45, 47, 50  
 Levene, P., 135  
 Lewitsky, G. A., 6, 12, 14, 15, 47,  
     48, 51, 52, 65, 94, 138  
 Lillie, R. S., 138, 140

- London, E., 135  
 de Litardiére, R., 79  
 Lorbeer, G., 8, 15, 16, 17, 34, 35,  
     36, 42, 43, 44, 61, 89  
 Ludford, R., 135  
 Lundegardh, H., 10, 35, 47, 79,  
     81  
  
 Mackensen, O., 101  
 McMahon, B., 61  
 Maeda, T., 17, 61  
 McClintock, B., 16, 17, 28, 29  
 McClung, C. E., 13, 34, 39, 81  
 Makino, S., 61, 63  
 Manton, I., 35, 142  
 Marquardt, H., 47, 48, 49, 50, 75  
 Marshak, A. G., 30, 61, 65  
 Martens, P., 61, 79  
 Mather, K., 46, 47, 49, 50, 51, 75  
 Matscheck, H., 52  
 Matsuura, H., 6, 10, 14, 17, 29, 61,  
     63, 67, 70, 75  
 Matthey, R., 17  
 Majumdar, G. P., 30  
 Mehra, P. N., 23  
 Merriman, H. L., 61  
 Metz, C. W., 13, 30, 52, 53, 56, 94,  
     101, 103, 110, 111  
 Metzner, R., 17  
 Milowidow, P. F., 42, 92, 95, 134,  
     135, 136, 137  
 Minouchi, O., 17  
 Modilewski, J., 30  
 von Möllendorf, M., 134  
 Moffett, A. A., 4  
 de Mol, W. E., 24  
 Montgomery, T. H., 30, 34, 39  
 Morgan, T. H., 101  
 Mottier, D., 138  
 Mukerji, R., 135  
 Müller, Cl., 12  
 Muller, H. J., 44, 47, 52, 79, 101,  
     113, 114, 118  
 Müntzing, A., 47, 52  
  
 Nabours, R. K., 47  
 Nakamura, K., 15, 17, 61, 63, 64,  
     65, 66, 70, 82, 92, 137, 138  
 Nawaschin, M., 12, 16, 30, 45, 46,  
     47, 52  
 Nawaschin, S., 12, 17, 18, 19, 23,  
     26, 30, 94  
 Nebel, B. R., 17, 47, 49, 60, 61, 70,  
     71, 73, 74, 75, 96, 101, 111  
 Němec, B., 1, 10, 92, 94, 95, 138  
 Newton, W. C. F., 61, 83, 84  
 Nonidez, J. F., 94  
  
 Offermann, C. A., 50, 56, 101  
 Ogata, H., 137  
 Oguma, K., 5  
 Oura, G., 61, 63  
 Overton, J. B., 1, 35  
  
 Patau, K., 20, 27, 35, 56, 61, 101,  
     106, 107, 108, 122  
 Painter, T. S., 11, 47, 56, 72, 82,  
     100, 101, 105, 109, 111, 112, 113,  
     115, 116, 122, 123, 131, 132, 143  
 Pekarek, J., 48  
 Pelletier, M., 30  
 Perry, K. M., 61  
 Peto, F. H., 47  
 Pfitzner, W., 83  
 Pierce, W. P., 12  
 Pinney, E., 17  
 Politzer, G., 10, 47, 48  
 Pischinger, A., 139  
 Prokofjewa, A. A., 15, 23, 35, 52,  
     101, 114, 116, 117, 118, 119, 120  
 Propach, H., 30  
  
 Rabl, C., 1  
 Rao, T. R., 52, 61  
 Resende, F., 26  
 Reuter, E., 6, 22, 34, 39, 83, 85,  
     137, 144  
 Richardson, M. M., 50, 57  
 Ries, E., 139, 142

- Riley, H. P., 47, 49  
 Robertson, W. R. B., 39, 47, 54, 81  
 Rohweder, H., 10  
 Rosanowa, M., 47  
 Rosenberg, O., 12, 35, 41  
 Rossenbeck, H., 134  
 Rückert, J., 85  
 Runnström, J., 7  
 Ruttle, M. L., 61, 70, 71, 73, 74, 75  
  
 Sacharow, W. W., 101  
 Sakamura, T., 8, 10, 12, 16, 22, 47, 61, 65, 95, 139  
 Sands, H. C., 61, 138  
 Sapëhin, A. A., 47  
 Sass, J. E., 47  
 Satô, D., 6  
 Sax, H. J., 59, 61, 75  
 Sax, K., 52, 59, 61, 63, 70, 71, 75  
 Schaede, R., 15, 18, 24, 134, 135, 138  
 Schaffstein, G., 83, 86  
 Schmidt, W. J., 63, 138  
 Schneider, Anton, 1  
 Schneider, K. C., 61  
 Schrader, F., 8, 9, 16, 17, 18, 20, 21, 94  
 Schrammen, F. R., 10  
 Schreiner, A., 83  
 Schreiner, K. E., 83  
 Schultz, J., 101  
 Schustow, L. v., 81, 90  
 Scott, G., 137  
 Seiler, J., 11, 34, 46  
 Senjaninowa, M., 30  
 Senn, H. A., 61, 67  
 Settles, F., 47  
 Sharp, L. W., 17, 60, 61, 71, 75  
 Shepelowa, G. H., 47  
 Shimakura, K., 61, 65, 82  
 Shigenaga, M., 61, 96, 135, 137  
 Shimotomai, N., 10, 35  
 Shinji, O., 52  
 Shinke, N., 40, 41, 61, 63, 64, 67, 96, 135, 137  
  
 Showalter, A. M., 34  
 Silberstein, J. K., 33  
 Simonet, M., 12  
 Sinotô, Y., 29, 101, 114  
 Sizowa, M., 47, 51  
 Small, I., 138  
 de Smet, E., 35  
 Smith, B. G., 34  
 Smith, F. H., 61  
 Smith, S. G., 17, 50, 57, 61, 63, 65, 70, 82, 84, 88, 95  
 Snell, J., 81  
 Sokolow, N. N., 101  
 Sorokin, H., 30  
 Sprumont, G., 52  
 Stebbins, G. L., 7, 61  
 Stern, C., 47  
 Stone, L. H. A., 46, 47, 49, 50, 56, 75, 101  
 Stow, J., 10  
 Strasburger, E., 1, 12, 52, 86  
 Straub, J., 10  
 Strohmayr, G., 138  
 Strugger, S., 139  
 Sturdivant, H. P., 20  
 Sturtevant, A. H., 54, 56, 122  
 Suematsu, S., 35, 135  
 Sugimoto, J., 61  
 Sutton, W. S., 12  
 Sweschnikowa, I., 10, 45  
 Swezy, O., 8, 52  
  
 Tahara, M., 8  
 Tamura, O., 90  
 Tan, C. C., 54, 56, 101, 106, 122  
 Tannreuther, G. W., 81  
 Tarnawski, I. T., 12, 13  
 Tatuno, S., 35  
 Taylor, W. R., 12, 13, 52, 61, 70, 82  
 Telezyński, H., 61, 71, 77  
 Teorell, T., 134  
 Thomas, P. T., 10  
 Timoféeff-Ressovsky, N. W., 11  
 Tinney, F. W., 35, 40



- Tiniakow, G. G., 72, 82, 101, 109, 120  
Tischler, G., 9, 35, 42, 52, 79  
Titowa, N., 47  
Trankowsky, D. A., 17  
Tschenzoff, B., 81  
Tschernojarow, M., 12  
Tuan, Hsu-Chian, 61, 67  
  
Uber, F. M., 61, 71, 137  
Ullrich, H., 101, 138  
Unger, H., 34  
Upcott, M., 29, 50, 57, 69, 71, 75  
  
Vejdowský, F., 60  
Vonwiller, P., 114  
Voss, H., 94, 96  
  
Wada, B., 61, 75, 77  
Walther, E., 135  
Warth, G., 7  
  
Wassermann, F., 90  
Wenrich, D. H., 17, 39, 61, 83, 86  
Werner, O. S., 34  
White, M. J. D., 15, 17, 20, 50, 51  
Wilson, E. B., 1, 34, 39, 140  
de Winiwarter, H., 61  
Witschi, E., 8, 17  
Woyeicki, Z., 47  
Wrinch, D. M., 101, 137, 138  
Wulff, H. D., 24  
Wygaerts, A., 79  
  
Yamaha, G., 94, 139  
Yamamoto, Y., 52  
Yampolsky, C., 136  
Yasui, K., 96, 101  
Yuasa, A., 114  
  
Zeiger, K., 67, 93, 94, 95, 96, 139  
Zeeuw, J. de, 30, 31  
Zirkle, C., 94, 140
-

## Sachregister

- Aberration s. Veränderung  
*Acacia* 31  
 Achromatin 36, 37, 95, 137  
 „Achse“ (Achsenbau) der Chromosomen 90  
*Acridium* 82  
*Actinophrys* 12  
 Äste (Verzweigungen) der Chromosomen 50  
 äquilokale Heterochromasie 38  
*Agapanthus* 87  
 Aggregatzustand der Chromosomen 138  
*Allium* 25, 26, 29, 62, 68, 70, 76, 81  
*Aloë* 5, 25, 70  
 Alveolenbau der Chromosomen 79  
 (vgl. auch Vakuolisierung).  
*Alydus* 137  
*Amanita* 5  
*Ambystoma* 5, 27, 140  
*Amoeba* 33  
*Amphiuma* 17  
*Aneura* 25  
 Ansatzstelle der Spindelfaser 6, 12 ff.,  
 38, 41, 46, 47, 50, 51, 53, 89,  
 105, 107, 108, 115  
*Anthericum* 85  
 anukleal 135  
 Arme der Chromosomen 14  
 Artefakt 67, 77, 79, 92, 94, 139  
 (s. auch Fixierungswirkung)  
 Artbildung s. Phylogenie  
*Ascaris* 8, 20, 21, 22, 53, 59, 62,  
 93  
 atelomitisch 14, 54 ff.  
 Axolotl 5, 27, 140  
 Austausch s. crossing over u. Translokation  
 azentrische Fragmente (= Fr. ohne  
 Spindelansatz) 17, 50, 53, 57  
 Bakterien 2, 6  
*Batrachoseps* 83  
*Bibio* 26, 100, 106, 108  
 Brüche 44, 51 ff. (s. auch Fragmente)  
*Calanus* 34  
 Centromer s. Ansatzstelle  
 Chemie 114, 115, 134 ff. (s. auch  
 Nuklealreaktion)  
 Chiasma 14, 70, 93, 105, 106  
*Chironomus* 100, 103, 104, 105, 108,  
 110, 113, 114, 115  
*Chorthippus* s. *Stenobothrus*  
 Chromatide s. Längsspaltung  
 Chromatin 37, 95, 134 ff.  
 Chromatindiminution 46  
 Chromatinelimination 136, 137  
 Chromiole 83  
 Chromomere 6, 41, 52, 59, 72, 83 ff.,  
 103 ff., 110, 115, 143, 144, 145  
 (s. auch Heterochromomeren)  
 Chromomerenaggregate 110  
 Chromonema 4, 10, 14, 40, 49, 60 ff.,  
 71 ff., 83, 94, 98, 109 ff., 138, 143  
 (s. auch Spiralbau)  
*Chymomyxa* 53

- Chromozentrum 30, 35 ff., 108, 115,  
 124 ff., 130, 131, 136  
*Circotettix* 51  
*Citrullus* 36  
*Cladochaeta* 53  
*Cladophora* 9, 27, 29, 31, 61  
*Clymenella* 10  
*Cocconeis* 5  
*Collinsia* 41  
*Crepis* 5, 12, 25, 26, 48, 51, 90  
 crossing over 45, 50, 57, 122  
*Cryptochironomus* 103, 110  
*Culex* 132  
 Cyanophyceen 2, 6  
*Cyclamen* 7  
*Cyclops* 9  
*Cymbella* 83  
  
*Datura* 45  
 Deletion 47, 56  
*Dianthus* 10  
 dimere Chromosomen 128, 129  
 Diminution 46  
 Diplochromosomen 50, 51  
 dizentrische Fragmente (Fr. mit  
 zwei Spindelansätzen) 17, 50  
 Doppelbau der Chromosomen 49, 59,  
 65 ff., 81, 106, 109, 110, 112, 143  
 Doppelbrechung der Chromosomen  
 63, 70, 138  
*Drosera* 41, 44, 136, 142  
*Drosophila* 5, 15, 25, 26, 34, 39, 43,  
 44, 45, 50, 52, 53, 79, 100, 101,  
 103, 105, 106, 107, 108, 109, 110,  
 112, 114, 115, 116, 117, 119, 122,  
 132, 141, 144  
*Drosophyllum* 6  
 Duplikation 47, 56  
  
 Einschnürung, primäre s. Ansatz-  
 stelle  
 Einschnürung, sekundäre 22 ff.  
 Entmischung 69, 139  
 Entquellung s. Quellung  
  
 Elektrische Ladung 96, 140  
 Eliminationschromatin 136, 137  
*Ephedra* 23  
*Eremurus* 29  
 Euchromatin 34 ff.  
 Euchromomere 121 (s. auch Chro-  
 momere)  
*Eucomis* 80  
*Euglenä* 19, 81  
  
 Feinbau, mikroskopischer 58 ff.,  
 109 ff., 143  
 Feinbau, submikroskopischer 134 ff.,  
 144, 145  
 Feulgens Nuklealreaktion s. Nuk-  
 lealreaktion  
 „Fibrillen“ 86  
 Fixierungswirkung 3, 15, 16, 64,  
 65, 66, 67, 77, 85, 92, 94, 95, 138  
 Fragmentation 44, 45, 46, 47 ff.  
  
*Galtonia* 18, 19, 23  
*Gasteria* 64, 68, 82  
 Gen 34 ff., 100, 118, 119, 122, 123,  
 137, 140, 141, 144  
 Genonema 60  
*Gerris* 5, 20, 27, 37, 39, 42, 44, 124,  
 125, 126, 127, 142  
 Gerüstfäden 90  
 Geschlechtschromosomen 20, 22, 34,  
 37, 38, 39, 42, 44, 45, 46, 52,  
 53, 56, 79, 101, 107, 108, 115,  
 116, 117, 118, 119, 124 ff.  
*Ginkgo* 23  
*Gomphocerus* 5  
 Größe d. Chromosomen 3 ff., 101,  
 103  
 Großspiralen 63 ff.  
 Grundsubstanz d. Chromosomen s.  
 Matrix  
  
*Haemanthus* 5  
*Hartmanella* 5  
*Helix* 136

Heterochromasie 36 (s. auch Heterochromatin)  
 — äquilocale 38  
 Heterochromatin 18, 24, 30, 34 ff., 52, 56, 86, 97, 98, 103, 107, 115 ff., 124 ff., 141 ff.  
 —  $\alpha$ - und  $\beta$ - 44, 45, 119, 120  
 Heteropyknose 34 (s. auch Heterochromatin)  
 Heterochromomere 103, 120  
 Heterochromosomen s. Geschlechtschromosomen  
 Hohlzylinderbau 94  
*Hordeum* 25  
 Homologie 99 ff., 144  
*Hyacinthus* 57  
 Hyalonema 60  
  
*Icerya* 9  
 Innere Teilung 123 ff., 132, 136  
 Insertion s. Ansatzstelle  
 Interchange 45  
 Interkinese, Interphase s. Ruhekern  
 Inversion 47, 50, 56, 57, 106, 107, 122  
 Isoelektrischer Punkt 36, 96, 139, 140  
  
 Kalymma 60 (s. Matrix)  
 Kappenkerne 38  
 Karten der Gene 100, 101  
 kernlose Organismen 2, 6  
 Kern-Plasma-Relation 44  
 Kinetochore s. Ansatzstelle  
 kinetische Einschnürung s. Ansatzstelle  
*Kinugasa* 65  
 Kleinspiralen 63 ff., 81  
 Knäuelkern s. Schleifenkern  
 Knoten (in den Chromosomen) 55, 57  
 Kommissur s. Ansatzstelle  
 Kondensation, Kontraktion 59, 86  
 Konjugation s. Paarung

*Lachenalia* 4  
*Lactuca* 35  
 Längsspaltung (Zeitpunkt) 49, 71, 81, 95, 111  
 Lebendbeobachtung 17, 60, 65, 75, 77, 85, 91, 103, 104, 138, 139  
 Leitkörperchen 17 ff., 93, 108, 120  
*Lepas* 8  
 Leptonema 71, 85, 88  
*Lilium* 6, 84, 95  
*Limnanthes* 30  
 Linin 137  
 Lipoide 137  
*Locusta* 50, 51  
*Lolium* 10  
*Lycoris* 54  
*Lymantria* 46  
  
*Macrotylus* 5  
 Mais 26, 27, 28  
*Makinoa* 25  
 „Mark“ der Chromosomen 94  
*Matthiola* 12, 67  
 Matrix 30, 48, 60, 65, 66, 70, 72, 77, 79, 85, 86, 94, 96, 97, 98, 138, 143  
 Meiose s. Spiralbau, Chromomere, Leptonema, Pachynema usw.  
*Melandrium* 8, 12  
 Mensch 8  
*Mercurialis* 136  
 Micellarbau 137, 138  
 Mikrochemie s. Chemie  
 Mikrodisektion 60, 114  
 Mutation s. Veränderung  
*Mycodrosophila* 53  
  
*Narcissus* 29  
 Narkosewirkung 47  
 „negative“ Chromosomen 92  
 Netzknoten s. Chromozentrum  
*Nitella* 9, 135  
*Nothoscordum* 80  
 nukleal 135

Nuklealreaktion 15, 24, 30, 36, 67,  
86, 89, 95, 97, 114, 134ff., 145  
Nukleinsäure 115, 134ff. (s. auch  
Nuklealreaktion)  
Nukleolus 24ff., 104, 108, 109, 111  
nukleolenbildende Region 29  
Nukleoproteine 137

*Oceanodroma* 5  
*Oedogonium* 5, 86  
*Oenothera* 45  
*Oxalis* 7

Paarung der Chromosomen der Dip-  
teren 99ff., 104ff., 121, 122,  
129, 139, 144  
*Pachynema* 83ff., 114, 115, 124, 125  
*Pancreatium* 57  
*Paris* 54, 57, 70, 74  
Pathologie 45 ff.  
*Pediculoides* 20  
*Pellia* 16  
*Perla* 39  
permanentes Spirem 132, 133  
Phragmatobia 46  
*Phragmites* 10  
*Phrynotettix* 86  
Phylogenie 6, 7, 46, 52ff., 90, 121ff.,  
144  
Physik 114, 115, 134ff. (s. auch  
Quellung, Doppelbrechung usw.)  
Physiologie 6ff., 15, 29, 41, 42, 43,  
51, 133, 135, 136, 142  
*Pithophora* 5  
Polarisationsoptik 137, 138  
Polypeptide 137  
Polyploidie 109, 125ff.  
polyten (Bezeichnung des Vielfach-  
baus der Riesenchromosomen der  
Dipteren s. Schleifenkerne)  
Primäreffekt (nach Röntgen-  
bestrahlung) 48  
Prochromosomen 35 (s. auch Chro-  
mozentrum)

Proteine 137  
*Protenor* 20, 22  
*Proteus* 84  
Protisten 2, 12, 19, 27, 31, 33, 35,  
61, 109  
Protomeren 128  
*Pygaera* 5  
*Pyrrhocoris* 34  
  
Quellung und Entquellung der  
Chromosomen 3, 10, 85, 91, 94,  
103, 120, 138, 139  
Querkerbe 34

Radiumwirkung 47  
*Rattus* 8, 10  
Reliktspiralen 60, 77, 113  
reversible Entmischung 139  
*Rhizoclonium* 9  
Riesenchromosomen s. Schleifen-  
Rinde s. Scheide [kerne  
rhythmisches Kernwachstum 128ff.  
Röntgenbestrahlung 17, 28, 47ff.,  
74, 118, 144  
Ruhekern 35ff., 41, 44, 60, 123ff.,  
136, 142  
*Rumex* 29

*Salamandra* 17  
*Salmo* 5  
Sammelchromomeren 38, 87, 123  
Sammelchromosomen 6, 20, 21, 45,  
46, 50, 52, 53, 54, 56  
Sammelchromozentren 38, 41, 108,  
124ff.  
SAT-Chromosomen 24ff., 39, 41,  
104, 105, 108, 111  
Satelliten s. Trabanten  
*Sauromatum* 5  
*Scaptomyza* 53  
Scheide der Chromosomen 58, 90ff.,  
97, 143  
Schenkel der Chromosomen 14  
Schizophyceen 2, 6



- Schleifenkerne der Dipteren 3, 11,  
     52, 56, 71, 72, 79, 81, 82, 89, 90,  
     98, 99ff. 135, 138, 143, 144  
*Sciara* 13, 103, 105, 108, 109  
*Scilla* 10  
 segmental interchange 45  
 Sekundäreffekt nach Röntgen-  
     bestrahlung 47ff.  
*Simulium* 100, 101, 105, 106, 108,  
     109, 111, 123, 130, 132, 143  
*Solanum* 10  
*Solenobia* 46  
 Spaltung s. Längsspaltung  
*Sparmannia* 5  
 Speicheldrüsenkerne der Dipteren  
     s. Schleifenkerne  
 Speicheldrüsenkerne der Heterop-  
     teren 126ff.  
 spezifisches Gewicht der Chromo-  
     somen 138  
*Sphaerocarpus* 8, 42, 43, 44, 141  
*Sphaeroplea* 5  
 Spindelansatz s. Ansatzstelle  
 spiral within spiral-structure 63  
 Spiralbau, Spiralisierung 4, 10, 14,  
     40, 50, 55, 58ff., 91, 96, 97, 112,  
     113, 119, 131, 132, 138, 143  
*Spirodela* 5, 6  
*Spirogyra* 20, 21, 30, 31, 32, 33, 135  
*Spongospora* 20  
 stabförmige Chromosomen 14, 54ff.  
*Stauroderus* 38  
*Stenobothrus* 91, 92  
 Strang s. Chromonema  
*Strongylocentrotus* 7  
 Synapsis 106 (s. auch Paarung)
- Teilung s. Längsspaltung  
 telomitisch 14, 54ff.  
 Temperaturwirkung 47, 67  
*Tettigidea* 82  
 tertiärer Spalt 65, 74, 82  
 Thymonukleinsäure 134ff., 145 (s.  
     auch Nuklealreaktion)
- Trabanten 12, 23ff., 37, 38, 49, 82,  
     89  
*Tradescantia* 10, 57, 59, 60, 63, 64,  
     65, 66, 70, 73, 74, 75, 76, 78,  
     131  
 Translokation 28, 46, 47, 48, 49ff.,  
     117, 118, 122  
*Trichotanypus* 106, 119  
*Trillium* 10, 11, 29, 63, 74, 84, 88, 89  
*Triton* 9  
*Tulipa* 69, 84  
 Ultraviolett-Beobachtung 96, 114,  
     115, 135  
*Uvularia* 14, 26, 38, 142  
 V-förmige Chromsomen 14, 54ff.  
 Vakuolisierung der Chromosomen 65,  
     66, 67, 71, 79, 81, 120, 121  
*Vaucheria* 5  
 Veränderungen der Chromosomen  
     (ontogenetische und phylogene-  
     tische) 7ff., 39, 45ff., 121ff.  
*Vicia* 22, 25, 27, 82, 95  
 Viskosität der Chromosomen 51, 138  
 Vitalbeobachtung s. Lebendbeob-  
     achtung  
 Vitalfärbung der Chromosomen 139  
 Volumen der Chromosomen 5, 6, 45  
 Wachstum der Chromosomen 112,  
     123ff., 136 (s. auch Veränderun-  
     gen)  
 „Wollfädchenbildung“ 85, 137  
 X-Chromosomen 20, 22, 34, 37, 38,  
     39, 40, 42, 43, 44, 46, 52, 54, 56,  
     79, 101, 107, 108, 116, 117, 124ff.  
 Y-Chromosomen 42, 44, 108, 115,  
     116, 117, 118, 119  
*Zea* 26, 27, 28  
*Zelleriella* 13, 27, 31  
 Zentrifugierung 46, 51, 138  
 Zerstäubungsstadium 41  
*Zygonema* 88

### **Berichtigungen**

Im Schriftenverzeichnis ist einzufügen:

HEDAYETULLAH, S., 1931. On the structure and division of the somatic chromosomes in *Narcissus*. J. Roy. Micr. Soc. **51**.

Die folgenden im Schriftenverzeichnis angeführten Veröffentlichungen sind im Text auf folgenden Seiten zu zitieren:

EDWARDS 20, KELLER & GICKLHORN 140, McMAHON 61, SASS 47, SHINJI 52, DE SMET 35, SMITH, B. G. 34, STERN 47.

---



Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

---

# Grundriß der Cytologie

von Professor Dr. L. Geitler

Mit 209 Textabbildungen (VIII u. 296 Seiten) 1935 Geb. RM 21.—

*Das Werk ist ein erstmaliger kurzgefaßter Abriss der allgemeinen Zellenlehre unter gleicher Berücksichtigung pflanzlicher und tierischer Verhältnisse und Betonung der genetischen Richtung. Es ist in erster Linie für Studierende der Biologie gedacht, soll aber auch dem Gebiet fernstehenden Fachgelehrten und Lehrern zur Orientierung dienen. Die Beigabe von rund ein Drittel der Gesamtzahl ausmachenden Originalabbildungen, manche neuen Beobachtungen und neuartige Zusammenfassungen alter Tatbestände machen die Darstellung auch für den engeren Kreis der Cytologen und Genetiker lesenswert.*

---

## Schizophyzeen

von Professor Dr. L. Geitler

(Lieferung 32 des Handbuches der Pflanzenanatomie)

Mit 114 Textabbildungen (124 Seiten) 1936 Einzelp. geh. RM 17.50

Subskriptionspreis bei Abnahme des ganzen Handbuches RM 14.—

---

Ausführliche Einzelprospekte kostenfrei

---

## Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen

von Prof. Dr. **Wilhelm Troll**

Erster Band: **Vegetationsorgane**

Erster Teil (3 Lieferungen) mit 758 Abbildungen (XII u. 955 S.)

1937 Einzelpreis geheftet RM 78.—, gebunden RM 82.75

Subskriptionspreis von Teil I bei Abnahme des vollständigen ersten Bandes  
geheftet RM 62.40, gebunden RM 66.20

Der erste Band wird zwei Teile umfassen. Die erste Lieferung des zweiten Teiles wird voraussichtlich im Sommer 1938 erscheinen.

## Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze

von Dr. **S. Strugger**. Mit 103 Abbildungen. (XI u. 181 S.)

1935

Gebunden RM 8.50

*Dieses Buch soll in die experimentelle Physiologie der Zelle und der Gewebe einführen. Es ist ein erstmaliger Versuch, die wichtigsten Methoden und Ergebnisse der neueren Protoplasmaforschung für den Unterricht zusammenzufassen. Die Auswahl des Stoffes beschränkt sich bewußt nur auf das Experiment an der lebenden Zelle, wobei auf eine möglichst einfache Versuchsanstellung besonderer Wert gelegt wurde.*

*Da sowohl die Pflanzenphysiologie als auch die Pflanzenanatomie heute ohne die Hilfsmittel der Protoplasmaforschung kaum neue Wege beschreiten können, so soll diese Zusammenfassung den Weg zu einer glücklichen Synthese der Arbeitsrichtungen innerhalb der Botanik praktisch ebnen helfen.*

## Handbuch der Pflanzenanatomie

unt. Mitwirkung zahlreich. Fachgelehrter  
herausgegeben von Prof. Dr. **K. Linsbauer**†, Prof. Dr. **G. Tischler** u. Prof. Dr. **A. Pascher**.

Bisher erschienen folgende Hefte:

- Liefg. 1 und 5 (Band I): Einleitung: **Geschichte der Pflanzenanatomie und Zellenlehre**.  
1. Abschnitt: **Die Zelle**. — 2. Abschnitt: **Das Cytoplasma** von **Henrik Lundegårdh**.  
Mit 195 Textfiguren. (XII u. 404 S.) 1921/22 Einzelpreis RM 28.—  
„ 2, 3, 4, 6 und 7 (Band II): **Allgemeine Pflanzenkaryologie** von **Georg Tischler**.  
Mit 406 Textabbild. (XV u. 899 S.) 1921/22 Einzelpreis RM 63.80  
„ 8 (Band VI): **Bakterien und Strahlenpilze** von **Rudolf Lieske**. Mit 65 Text-  
figuren. (IV u. 88 S.) 1922 Einzelpreis RM 6.25  
„ 9 (Band IV): **Das trophische Parenchym. A. Assimilationsgewebe** von **Fritz  
Jürgen Meyer**. Mit 35 Textabbildungen. (VII u. 85 S.) 1923 Einzelpreis RM 6.80  
„ 10 (Band I\*): **Die Plastiden** von **Paul N. Schürhoff**. Mit 57 Textabbildungen.  
(IV u. 224 S.) 1924 Einzelpreis RM 17.—  
„ 11 (Band III): **Die Zellmembran** von **C. van Wisselingh**. Mit 73 Textabbild.  
(VIII u. 264 S.) 1925 Einzelpreis RM 18.80

Fortsetzung siehe nächste Seite.

---

Ausführliche Prospekte über Einzelwerke kostenfrei



- Liefg. 12 (Band VII): **Anatomie der Lebermoose** von Th. Herzog. Mit 102 Textfiguren. (VI u. 112 S.) 1925 Einzelpreis RM 11.—
- „ 13 (Band IX): **Die Absorptionsorgane der phanerogamen Parasiten** von Adolf Sperlich. Mit 32 Textfig. (IV u. 52 S.) 1925 Einzelpreis RM 5,60
- „ 14 (Band X): **Anatomie der Angiospermen-Samen** von Fritz Netolitzky. Mit 550 Textfig. auf 26 ganzseitigen Abbild. (VI u. 374 S.) 1926 Einzelpreis RM 33,80
- „ 15 (Band IX): **Das abnorme Dickenwachstum** von H. Pfeffer. Mit 46 Textfig. (XII u. 273 S.) 1926 Einzelpreis RM 24,40
- „ 16 (Band IV): **Meristeme** von Schüepp. Mit 42 Textfiguren. (V u. 114 S.) 1926 Einzelpreis RM 11.—
- „ 17 (Band VI): **Anatomie der Flechten** von W. Nienburg. Mit 183 Textfiguren. (IV u. 137 S.) 1926 Einzelpreis RM 17,50
- „ 18 (Band V): **Bewegungsgewebe** von H. von Guttenberg. Mit 171 Textfiguren. (V u. 289 S.) 1926 Einzelpreis RM 32.—
- „ 19 (Band VIII): **Anatomie des panaschierten Blattes** von Ernst Küster. Mit 54 Abbild. (VIII u. 68 S.) 1927 Einzelpreis RM 8,75
- „ 20 (Band III): **Die Farbstoffe der Pflanzen** von M. Möbius. Mit 42 Abbild. (VII u. 200 S.) 1927 Einzelpreis RM 18,20
- „ 21, 23, 24 (Band X<sub>2</sub>): **Embryologie der Angiospermen** von K. Schnarf. Mit 627 Textfiguren in 69 Abbildungen. (XII u. 692 S.) 1928/29 Einzelpreis RM 58,80
- „ 22 (Band V): **Die pflanzlichen Trennungsgewebe** von H. Pfeffer. Mit 36 Textfiguren. (236 S.) 1928 Einzelpreis RM 20.—
- „ 25 (Band III/1a): **Die Kieselkörper. Die Kalksalze als Zellinhaltskörper** von Fritz Netolitzky. — Calciumoxalat-Monohydrat und Trihydrat von Alb. Frey. Mit 26 Textfiguren und 2 Tafeln. (VIII u. 130 S.) 1929 Einzelpreis RM 12.—
- „ 26 (Band V/1): **Anatomie der Gallen** von Ernst Küster. Mit 108 Textabb. (VIII u. 198 S.) 1930 Einzelpreis RM 20.—
- „ 27 (Band IV): **Die Epidermis** von K. Linsbauer. Mit 112 Textabbildungen. (VIII u. 284 S.) 1930 Einzelpreis RM 27,50
- „ 28 (Band VII/1): **Anatomie der Laubmoose** von Wilhelm Lorch. Mit 230 Textabb. (VIII u. 358 S.) 1931 Einzelpreis RM 35.—
- „ 29 (Band IV): **Die Pflanzenhaare** von Fritz Netolitzky. Mit 64 Textabbildungen. (VIII u. 253 S.) 1932 Einzelpreis RM 29.—
- „ 30 (Band X<sub>2</sub>): **Embryologie der Gymnospermen** von Karl Schnarf. Mit 467 Figuren in 69 Abbildungen (VIII u. 303 S.) 1934 Einzelpreis RM 32,50
- „ 31 (Band IV): **Speichergewebe** von F. Netolitzky. Mit 28 Textabbildungen. (VIII u. 148 S.) 1935 Einzelpreis RM 16,25
- „ 32 (Band VI): **Schizophyzeen** von L. Geitler. Mit 114 Textfiguren. (124 S.) 1936 Einzelpreis RM 17,50
- „ 33 **Anatomie der Rhodophyceen** von Prof. Dr. H. Kylln. Mit 252 Textabbildungen. (VIII u. 347 S.) 1937 Einzelpreis RM 43,50
- „ 34 **Anatomie der Gymnospermen-Samen** von Karl Schnarf. Mit 296 Figuren in 55 Abbildungen. (IV u. 156 S.) 1937 Einzelpreis geheftet RM 17,25
- „ 35 **Conjugata** von Viktor Czurda. Mit 124 Textabbildungen. (IV u. 176 S.) 1937 Einzelpreis geheftet RM 22.—
- „ 36 **Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten** von Y. Ogura. Mit 382 Abbildungen. (VIII u. 476 Seiten) 1938 *Unter der Presse.*

**Allgemeine Pflanzenkaryologie** von Georg Tischler. Zweite Auflage (Liefg. 2, 3, Bd. II) 1. Hälfte: **Der Ruhekerne**. Mit 252 Textfiguren (XVIII u. 630 S.) 1934 Einzelpreis RM 80.—

Bei Bezug vorstehender 35 Lieferungen auf einmal wird auf obige Einzelpreise eine Ermäßigung von 20 % gewährt.

**Ausführliche Prospekte über Einzelwerke kostenfrei**

# PROTOPLASMA-MONOGRAPHIEN

Unter besonderer Mitwirkung von

R. Chambers (New York), E. Fauré-Fremiet (Paris), E. Küster (Gießen), F. E. Lloyd (Montreal), W. Seifriz (Philadelphia), J. Spek (Heidelberg), W. Stiles (Birmingham)

Herausgegeben von F. Weber (Graz) und J. Pekarek (Graz)

- Band I: **The Colloid Chemistry of Protoplasm** by L. V. Heilbrunn (University of Michigan). Mit 15 zum Teil farbigen Abbildungen. (VII u. 356 S.) 1928 Gebunden RM 21.—
- „ II: **Hydrogen-ion Concentration in Plant Cells and Tissues.** By J. Small (University of Belfast). Mit 28 Abb. (XII u. 421 S.) 1929 Gebunden RM 30.—
- „ III: **Pathologie der Pflanzenzelle. Teil I: Pathologie des Protoplasmas** von E. Küster (Universität Gießen). Mit 36 Textabbildungen. (VIII u. 200 S.) 1929 Gebunden RM 15.—
- „ IV: **Chemie des Protoplasmas** von Alexander Kiesel (Universität Moskau). Mit 1 Textabbildung. (VIII u. 302 S.) 1930 Gebunden RM 20.—
- „ V: **La physicochimie de la sexualité** par Ph. Joyet-Lavergne (Paris). Mit 12 Textabbildungen. (XI u. 457 S.) 1931 Gebunden RM 32.—
- „ VI: **The Mammalian Red Cell and the Properties of Haemolytic Systems** by Eric Ponder (New York). Mit 52 Abb. (XI u. 311 S.) 1934. Geb. RM 22.50
- „ VII: **Pathologie der Mitose** von Georg Politzer (Universität Wien). Mit 113 Textabbildungen. (VII u. 238 S.) 1934 Gebunden RM 16.20
- „ VIII: **Temperature and Living Matter** by J. Bělehrádek (Masaryk University Brno). Mit 70 Textabbildungen. (X u. 277 S.) 1935 Gebunden RM 18.—
- „ IX: **Invisible radiation of organisms** von Otto Rahn (Cornell University). Mit 52 Textabbildungen. (X u. 215 S.) 1936 Gebunden RM 13.20
- „ X: **Die kontraktile Zelle der Pflanzen** von Silvia Colla (R. Università Torino). Mit 77 Abbildungen. (IX und 168 S.) 1937 Gebunden RM 12.—
- „ XI: **Die Doppelbrechung von Karyoplasma, Protoplasma und Metaplasma** von W. J. Schmidt (Universität Gießen). Mit 88 Textabbildungen (VII und 388 S.) 1937 Gebunden RM 24.—
- „ XII: **Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod** von W. W. Lepeschkin (Universität Wien). Mit 10 Abb. (IX und 198 Seiten.) 1937 Gebd. RM 13.—
- „ XIII: **Pathologie der Pflanzenzelle. Teil II: Pathologie der Plastiden** von E. Küster (Universität Gießen) Mit 91 Abbildungen. (XI und 152 Seiten.) 1937 Gebunden RM 16.—
- „ XV: **Phasenbaudes Protoplasmas** von Alb. Frey-Wyssling (Zürich)
- „ XVI: **L'acide ascorbique dans la cellule et les tissus** par A. Giroud } Unter der Presse (Paris)

In Vorbereitung sind weitere folgende Bände:

Permeability by S. C. and M. M. Brooks (University of California)

Electrostatics of Protoplasm by J. Gieklhorn (Prag), translated by J. Small and C. T. Ingold

The Structure of Protoplasm by W. Seifriz (University of Pennsylvania)

Vitalfärbung pflanzlicher Zellen und Gewebe von S. Strugger (Universität Jena)

**Ausführliche Einzelprospekte kostenfrei**



# Date Due

MAY CIRCULATE

DEC 1 1939

~~Nov 29 '40~~

~~Dec 9 '49~~

~~JUN 22~~

16 SEP 1954





QH591

39-3458

P 946

v. 14 Protoplasma-monographien

AUTHOR

TITLE

DATE DUE

BORROWER'S NAME

Nov 29 '48

*E. J. Britton*

QH591

Protoplasma-  
monographien

39-3458

P 946

v. 14

## University of Hawaii Library

### RULES

1. Books may be kept two weeks and may be renewed once for the same period, except 7 day books and magazines.

2. A fine of ~~two cents~~ a day will be charged on each book which is not returned according to the above rule. No book will be issued to any person incurring such a fine until it has been paid.

3. All injuries to books, beyond reasonable wear, and all losses shall be made good to the satisfaction of the librarian.

4. Each borrower is held responsible for all books drawn on his card and for all fines accruing on the same.





